

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**MÉMOIRE SOUS FORME D'ARTICLE SCIENTIFIQUE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES**

**COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT**

PAR

CHRISTINE BARNARD

**LES VARIABLES CONTRÔLANT LA COMPOSITION
PIGMENTAIRE DE LA COMMUNAUTÉ
PICOPHYTOPLANKTONIQUE DANS LA ZONE DE
TURBIDITÉ MAXIMALE DU FLEUVE SAINT-LAURENT**

*“Picophytoplankton community across an estuarine turbidity
gradient: variables controlling pigment composition”*

FÉVRIER 2003

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Cette étude examine les facteurs contrôlant la composition pigmentaire de la communauté picophytoplanctonique dans la zone estuarienne de turbidité maximale (ZTM) du fleuve Saint-Laurent (Québec), Canada. Les picocyanobactéries riches en phycocyanine et les picoeucaryotes (PC) dominent en abondance dans la zone d'eau douce en amont de la ZTM ainsi que directement dans la ZTM. Cependant, lors des périodes de forte turbidité (coefficient d'atténuation PAR, $K_{PAR} = 9.21\text{m}^{-1}$) dans la ZTM, le groupe des picocyanobactéries riches en phycoérythrine (PE) montrent un pic d'abondance lors des marées basses et intermédiaires. Les PC sont négativement corrélées à la salinité et ne présentent aucune corrélation à la turbidité. À l'opposé, les cellules riches en PE sont liées à la turbidité ($R^2=0.53$, $p<0.0001$), donc aux faibles intensités lumineuses, et ne montrent aucune relation avec la salinité. Le rapport entre l'azote total (TN) et le phosphore total (TP) a chuté de la zone d'eau douce à la ZTM. Cette chute est attribuable à l'augmentation relative du TP et pourrait expliquer la décroissance de la concentration de PC. L'abondance des PE n'aurait pas été affectée par la chute du rapport TN:TP car la phycoérythrine peut agir comme réserve d'azote. Nous avons remarqué une chute dans l'abondance totale du picophytoplancton de la zone d'eau douce vers l'eau salée. Cette diminution peut s'expliquer par une activité intensive de broutage, tel que documenté dans des études antérieures. Les résultats de décomptes microscopiques du microzooplancton révèlent une augmentation de brouteurs potentiels avec le temps et cette augmentation concorde avec une baisse simultanée du picophytoplancton. Le pic en abondance des PE directement dans la ZTM semble démontrer l'efficacité de ces cellules à croître dans des conditions de faible lumière, ce qui leur permet de maintenir une croissance positive malgré le broutage élevé. Les résultats démontrent que la salinité et la turbidité sont les facteurs majeurs contrôlant la composition pigmentaire du picophytoplancton. Cette étude souligne le caractère dynamique de la ZTM et l'importance des gradients physiques à structurer la communauté picophytoplanctonique.

AVANT-PROPOS

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est maintenant possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre du programme de 2^e cycle en Sciences de l'environnement sous forme d'article scientifique. Ce mémoire est constitué d'un manuscrit ayant pour titre : «Picophytoplankton community across an estuarine turbidity gradient : variables controlling pigment composition» dont les auteurs sont : Christine Barnard, Jean-Jacques Frenette et Warwick F. Vincent. Le manuscrit a été soumis pour publication au périodique «*Journal of Plankton Research*» le 15 octobre 2002.

Le présent mémoire contient un article (manuscrit) et un résumé substantiel de cet article. Il a été préparé selon les exigences indiquées dans le plan de l'UQTR intitulé : « *Exigences et modalités liées à la présentation du mémoire ou de l'essai présenté sous forme d'article(s) scientifique(s) pour les programmes de maîtrise en sciences de l'environnement (3403 et 3893)* ».

REMERCIEMENTS

Cette recherche est une contribution au programme de recherche de Québec Océan. Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur Jean-Jacques Frenette ainsi que mon co-directeur Warwick F. Vincent pour leur confiance, leur support et leur amitié. Aussi, Ladd Johnson et Connie Lovejoy pour leur aide et leur appui lors de diverses étapes du projet. Je remercie Hugues Boulanger, Julie Harnois, Brigitte Laberge, Marie-Audrey Livernoche, Carl Martin, Sébastien Roy et Gesche Winkler pour leur aide précieuse sur le terrain et dans le laboratoire. De plus, je remercie Raphaël Proulx et Andrea Bertolo pour les discussions sur les analyses statistiques et finalement Christian Salesse pour l'utilisation de son microscope. Ce projet a été subventionné par des fonds de recherche provenant d'un CRSNG stratégique accordé, entre autres, aux chercheurs Jean-Jacques Frenette et Warwick F. Vincent. Il m'apparaît important de mentionner l'obtention d'une bourse FCAR (Québec) sans laquelle je n'aurais pu me consacrer aussi intensément et sans soucis matériels à la réalisation de mes travaux de maîtrise.

Aux gens du laboratoire : Kim Huggins, Pascal Lavallée, Marie-Audrey Livernoche, Didier M'Radamy, Carl Martin et Geneviève Trudel, je vous dis un gros merci pour me donner tant de raisons de sourire (et rire aux éclats) dans une journée et pour votre aide au quotidien. Un merci également aux membres du GRÉA (Groupe de Recherche en Écologie Aquatique) pour les activités stimulantes, à tous les niveaux. Je dois souligner la fidèle amitié de Kim Huggins et les nouvelles amitiés d'Isabelle Villemure et de Claudie Latendresse qui m'ont supporté à travers toutes les étapes de ce projet. Ce travail a été possible grâce à l'encouragement et à la confiance de ma famille : Pierre, Louise, James et Sandra Barnard, Hugues Boulanger, Stéphane Girard, Giska Laflamme, Jacques et Julie Boulanger, Louise Drolet et la relève : Ludvic et Justin Girard et Walker Barnard.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ		i
AVANT-PROPOS		ii
REMERCIEMENTS		iii
TABLE DES MATIÈRES		iv
LISTE DES TABLEAUX		vii
LISTE DES FIGURES		viii
LISTE DES ABRÉVIATIONS		ix
1. CHAPITRE 1 : RÉSUMÉ SUSTANTIEL		
1.1	Introduction	1
1.2	Problématique et objectifs de recherche	3
1.3	Méthodologie	
1.3.1	Description de l'aire d'échantillonnage	3
1.3.2	Été 2000	3
1.3.3	Été 2001	4
1.3.4	Variables physiques	4
1.3.5	Variables chimiques	5
1.3.6	Picophytoplancton	5
1.3.7	Communauté de protistes (3-200µm)	6
1.3.8	Analyses statistiques	6
1.4	Résultats	
1.4.1	Distribution spatiale et temporelle à travers la ZTM (été 2000)	7
1.4.2	Distribution verticale	7
1.4.3	Abondance dans les Zones 1 et 2 (été 2001)	7
1.4.4	Variables physiques	8
1.4.5	Variables chimiques	8
1.4.6	Communauté de protistes	8
1.4.7	Analyses de régression : PE	9
1.4.8	Analyses de régression : PC	9
1.5	Discussion	
1.5.1	Facteurs contrôlant l'abondance de PE	10
1.5.1.1	Zone	10

	1.5.1.2	Turbidité	10
	1.5.1.3	Aspect temporel	11
	1.5.1.4	Broutage	11
	1.5.1.5	Salinité	11
	1.5.1.6	Éléments nutritifs	12
	1.5.1.7	Profondeur	12
	1.5.2	Facteurs contrôlant l'abondance de PC						
	1.5.2.1	Salinité	12
	1.5.2.2	Turbidité	13
	1.5.2.3	Profondeur	13
	1.5.2.4	Aspect temporel	13
	1.5.3	Facteurs contrôlant l'abondance de TPICO						
	1.5.3.1	Lumière, salinité, nutriments	13
	1.5.3.2	Broutage	14
	1.5.4	Conclusions	15
1.6	Bibliographie	16
2.	CHAPITRE 2 : MANUSCRIT							
2.1	Page titre	20
2.2	Abstract	21
2.3	Introduction	22
2.4	Method							
	2.4.1	Sampling site	25
	2.4.2	Summer 2000	26
	2.4.3	Summer 2001	27
	2.4.4	Physical variables	27
	2.4.5	Chemical variables	28
	2.4.6	Picophytoplankton	28
	2.4.7	Protist community (3-200 µm)	29
	2.4.8	Data analysis	30
2.5	Results							
	2.5.1	Spatial and temporal distribution across the MTZ (summer 2000)	31
	2.5.2	Abundance of picophytoplankton in Zones 1 and 2 (summer 2001)	32
	2.5.3	Vertical distribution	32
	2.5.4	Chemical data	32
	2.5.5	Protist community	33
	2.5.6	Physical data	33
	2.5.7	Regression analysis						
	2.5.7.1	PE cells	34
	2.5.7.2	PC cells	35
2.6	Discussion	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I :	Données physiques et chimiques pour les croisières de juin et juillet 2001 en stations fixes dans le fleuve Saint-Laurent. Chaque valeur représente la moyenne \pm l'écart type. État de marée : M = moyenne des toutes les marées, L = basse, F = montante, E = descendante, H = haute; Profondeur : S = surface, M = mi-colonne, B = fond.	55
Tableau II :	Les modèles de régression multiple réalisés sur les abondances de PE et de PC dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent. Seulement les variables dépendantes retenues par une analyse pas à pas sont indiquées dans le tableau. A) Modèle de PE; B) Modèle de PC. SE = erreur type; sr_i^2 = coefficient de détermination partielle.	56
Tableau III :	Composantes du réseau alimentaire microbien dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent. Les échantillons ont été prélevés à la surface lors de la marée basse. Chaque valeur est la moyenne de 10^5 individus par litre (\pm erreur type).	57

LISTE DES FIGURES

Figure 1 :	La zone de turbidité maximale (ZTM) du fleuve Saint-Laurent, Québec. Été 2000 : les stations sont indiquées par la lettre qui représente le chenal (N=nord, S=sud, M=milieu) suivie des chiffres qui indiquent la salinité (0, 0-1, 1-3, 3-5, 5+ psu). Été 2001 : ▲ = stations fixes.	58
Figure 2 :	Les abondances empilées de PE et de PC dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent (été 2000) en fonction des stations. Chaque segment représente l'abondance à la date spécifique. Noter la différence d'un facteur 10 entre les graphiques.	59
Figure 3 :	Les variations dans l'abondance de PE et leur contribution relative à la communauté totale de picophytoplancton dans la ZTM. Chaque valeur représente la moyenne \pm l'écart type. 1 = Zone 1, 2 = Zone 2, L = basse, I = intermédiaire, H = haute, F = montante, E = descendante.	60
Figure 4 :	Concentrations de phosphore total (TP) et d'azote total (TN) dans la ZTM. Chaque valeur représente la moyenne \pm l'écart type. Noter l'augmentation du TP relative au TN. Voir la légende de la Figure 3 pour la signification des codes de l'axe des x.	61
Figure 5 :	La profondeur de pénétration de 1% de la lumière en surface ($Z_{1\%}$) dans la ZTM pour UVB (320 nm), UVA (340 nm) et PAR (400-700 nm). Voir la légende de la Figure 3 pour la signification des codes de l'axe des x.	62
Figure 6 :	Le logarithme de l'abondance de PE en fonction du logarithme du seston dans la ZTM.	63
Figure 7 :	Modèle conceptuel des variables environnementales et de la communauté de picophytoplancton dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent. L'ombrage représente l'intensité lumineuse sous l'eau; l'intensité de la lumière diminue avec l'augmentation de l'ombrage. PE = ; PC = ——— ; TN:TP = ——— ■ ——— .	64

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Chl.=	chlorophylle
E_{λ} =	irradiance à chacune des longueurs d'onde
K_d =	coefficient d'atténuation de la lumière
PC =	picoeucaryotes et picocyanobactéries riches en phycocyanine
PE =	picocyanobactéries riches en phycoérythrine
TN =	azote total
TPICO =	communauté totale de picophytoplancton
TP =	phosphore total
$Z_{1\%}$ =	profondeur à laquelle $E_{d\lambda} = 1\% E_{d\lambda}$ de surface

1.1 Introduction

Le picophytoplancton est reconnu pour sa contribution importante à la biomasse ainsi qu'à la production primaire totale dans les systèmes marins, plus particulièrement dans les mers oligotrophes et les zones côtières méso-eutrophes (e.g. Hall et Vincent 1990; Paerl 2000). En systèmes marins, le picophytoplancton peut constituer jusqu'à 50% de la biomasse totale des producteurs primaires sous la zone photique (Paerl 2000). En eau douce, celui-ci est largement répandu et joue un rôle considérable dans le réseau alimentaire pélagique (e. g. Caron *et al.* 1985; Fahnenstiel *et al.* 1986; Stockner 1991). Par exemple, lors d'expériences de fertilisation en lacs, il a été observé qu'une augmentation de la production du carbone picophytoplanctonique avait un effet positif sur la production à tous les niveaux trophiques, incluant les poissons (Stockner *et al.* 2000).

Malgré leur importance biologique, les facteurs contrôlant l'abondance et la dominance du picophytoplancton dans l'eau douce demeurent peu expliqués. Des études antérieures ont démontré que l'abondance ainsi que la production de picophytoplancton augmentaient avec un accroissement de l'état trophique d'un système, alors que leur contribution à la biomasse totale et à la production primaire diminuaient (Stockner et Antia 1991). Plusieurs auteurs ont observé une plus forte contribution du picophytoplancton à la biomasse totale du phytoplancton en milieu lacustre oligotrophe (cf. Stockner *et al.* 2000). D'autres études ont cependant rapporté une contribution tout aussi importante dans les lacs eutrophes et hyper-eutrophes (Carrick et Schelske 1997). Dans cette même visée, Vincent *et al.* (1993) ont rencontré des abondances extrêmement élevées de picophytoplancton (jusqu'à 10^9 individus par litre) dans les lacs côtiers d'eau salée de l'Antarctique. De leur côté, Takamura et Nojiri (1994) ont aussi remarqué de plus fortes biomasses de picophytoplancton en lacs eutrophes qu'en lacs oligotrophes. Ces derniers ont cependant constaté que la contribution du picophytoplancton était plutôt influencée par le rapport entre l'azote et le phosphore total que par l'état trophique du lac. Par ailleurs, Pick (1991) a documenté une relation inverse entre l'atténuation de la lumière et l'abondance du picophytoplancton dans des lacs de différents états trophiques.

Les facteurs contrôlant l'abondance du picophytoplancton en systèmes estuariens tempérés demeurent peu compris. Les résultats d'études menées en milieux estuariens ont suggéré que le picophytoplancton joue un rôle très important dans le réseau alimentaire microbien et qu'il est parfois une composante dominante de la communauté phytoplanctonique (Bertrand et Vincent 1994, voir références à l'intérieur). Les rôles respectifs que jouent les facteurs de contrôle, tels que la salinité et la lumière, sur leur abondance en milieu estuarien restent peu documentés.

Le picophytoplancton est constitué de cyanobactéries (procaryotes) et d'algues (eucaryotes). De façon générale, les picocyanobactéries sont plus abondantes que les picoeucaryotes (Stockner et Antia 1986; Stockner 1991). Cependant, dans certains lagons côtiers et océans polaires, les picoeucaryotes peuvent dominer en nombre le

picophytoplancton (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995, tiré de Andreoli *et al.* 1997; Lopez-Garcia *et al.* 2001, respectivement). Ces algues contiennent de la chlorophylle (Chl.) *a* et *b* ou *c* comme pigments photosynthétiques. En plus de la Chl. *a*, les picocyanobactéries contiennent des pigments accessoires tels que la phycocyanine et la phycoérythrine leur permettant de faire de la photosynthèse en condition de faible intensité lumineuse (Kirk 1994), comparativement aux algues qui n'ont que de la chlorophylle. Ces pigments accessoires servent de pigments antennes pouvant transférer avec efficacité l'énergie lumineuse vers le complexe de Chl. *a* lors de la photosynthèse (Kirk 1994; Wyman et Fay 1986*a*). Ces processus de transferts permettent ainsi d'élargir le spectre d'absorbance de la lumière chez les cyanobactéries. Les picocyanobactéries riches en phycocyanine absorbent dans la région du spectre correspondant au rouge (615 nm) alors que celles contenant de la phycoérythrine en plus de la phycocyanine élargissent leur spectre d'absorption à la portion du vert (500 nm) (Wyman et Fay 1986*a*). Par conséquent dans des conditions de faible intensité lumineuses les picocyanobactéries riches en phycoérythrine auront un potentiel de croissance supérieur aux algues et aux picocyanobactéries riches en chlorophylle et en phycocyanine (Glover *et al.* 1987; Kirk 1994; Wyman et Fay 1986*b*).

Peu d'attention a été accordée à l'effet de la lumière et de la salinité sur la composition pigmentaire des communautés de picophytoplancton en milieu naturel. Chez plusieurs picocyanobactéries, la qualité de la lumière influence la concentration de pigments photosynthétiques à l'intérieur d'une cellule. Par le biais de ses effets sur le taux de croissance, cette qualité lumineuse a le potentiel d'être un facteur qui contrôle l'occurrence de différents pigments accessoires dans une communauté de picocyanobactéries (Kirk 1994; Wyman et Fay 1986*b*). Par exemple, Vörös *et al.* (1998) ont observé que l'abondance relative des picocyanobactéries riches en phycoérythrine était plus élevée lorsque le régime de lumière était dominé par la lumière verte alors que celles riches en phycocyanine dominaient dans un climat de lumière rouge. L'efficacité de la phycoérythrine à capter les photons pourrait favoriser l'expression de ce pigment en conditions de faible intensité lumineuse. D'ailleurs, Stockner et Antia (1986) ont remarqué que les picocyanobactéries provenant du maximum de profondeur démontraient une intensité de fluorescence en phycoérythrine plus élevée que les picocyanobactéries en surface. Dans le même ordre d'idées, une croissance accrue du rapport de la phycoérythrine à la phycocyanine fut observée en fonction de la profondeur dans la Baie de Chesapeake (Affronti et Marshall 1993). En ce qui concerne l'effet de la salinité, seulement les picocyanobactéries riches en phycoérythrine ont été observées dans les systèmes océaniques (i.e., haute mer) (Lovejoy 1999; Stockner et Antia 1986). Dans les estuaires, les picocyanobactéries riches en phycocyanine étaient les plus abondantes et négativement corrélées à la salinité (Bertrand et Vincent 1994; Ray *et al.* 1989). En moyenne, le rapport entre la phycocyanine et la phycoérythrine était de huit dans la Baie de Chesapeake, illustrant l'importance de la phycocyanine dans les communautés de picocyanobactéries en milieu estuarien (Ray *et al.* 1989). Il semble ainsi que la lumière et la salinité peuvent déterminer la composition pigmentaire du picophytoplancton. Les picocyanobactéries riches en phycoérythrine semble être associées aux climats de faibles

intensités lumineuses et/ou à l'eau salée. Tandis que, les picocyanobactéries riches en phycocyanine semblent être associées aux climats de fortes intensités lumineuses et/ou à l'eau douce. Bien que l'effet séparé de la lumière ou de la salinité sur la structure pigmentaire d'une communauté ait été abordé, l'effet combiné de la lumière et de la salinité est encore méconnu.

1.2 Problématique et objectifs de recherche

La zone de turbidité maximale (ZTM) du fleuve Saint-Laurent est un site privilégié pour vérifier la structure de communauté du picophytoplancton dans diverses conditions environnementales. Les ZTM sont des écosystèmes uniques et dynamiques, caractérisés par des gradients très prononcés de turbidité, de salinité et de concentrations en éléments nutritifs. Cette étude a vérifié de quelle façon chacune de ces variables agissait sur la structure de communauté picophytoplanctonique. Le premier objectif de cette étude était de caractériser la structure de communauté du picophytoplancton dans la ZTM. Le deuxième objectif était d'identifier les facteurs de contrôle de la composition pigmentaire de la communauté picophytoplanctonique. L'importance relative de la salinité et de la turbidité dans l'établissement de la composition pigmentaire a été établi à l'aide d'analyses multivariées. L'échantillonnage a eu lieu au milieu de l'été pendant de courtes périodes intensives afin de bien décrire la composition pigmentaire de la communauté et d'établir les relations entre les variables environnementales et la communauté dans la ZTM.

1.3 Méthodologie

1.3.1 Description de l'aire d'échantillonnage

La zone de turbidité maximale (ZTM) du fleuve Saint-Laurent est située entre 30 et 50 km en aval de la ville de Québec (Canada) (Figure 2.1). L'Île d'Orléans et l'Île-aux-Coudres correspondent respectivement aux limites ouest et est de cette zone. Les eaux sont caractérisées par des salinités entre 0.1 et 10 psu (*practical salinity units*). Le Saint-Laurent a un débit moyen de $10\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ avec des valeurs maximales atteignant de 15 000 à $25\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ pendant la fonte des neiges (Pocking et Tan 1987).

Les eaux de la ZTM sont extrêmement turbides et l'intensité de cette turbidité varie en fonction des états de marée. Ces conditions sont expliquées par les échanges latéraux avec des vasières intertidales adjacentes (Lucotte et d'Anglejan 1986), les processus de floculation dans le gradient de salinité, la présence de sédiments d'argile et de limon (d'Anglejan et Ingram 1984) et la resuspension de sédiments en fonction de l'état de marée (Geyer 1993; Silverberg et Sundby 1979).

1.3.2 Été 2000

Trois croisières ont été réalisées au cours de l'été 2000, en date du 15 et 28 juillet et du 08 août. Lors de ces croisières, douze stations étaient visitées, dont cinq dans le chenal nord (N) et sud (S) et deux dans le chenal du milieu (M) (Figure 2.1). Afin de déterminer

l'emplacement de chaque station, la salinité à la surface était prise avec un salinomètre, modèle Yellow Spring Instrument. Les chenaux nord et sud ont été échantillonnés aux cinq salinités suivantes : 0, entre 0 et 1, entre 1 et 3, entre 3 et 5 et finalement 5 psu ou plus. Les stations du chenal du milieu étaient caractérisées par de valeurs de salinité comprises entre 1 et 3 et entre 3 et 5 psu. Aucune station n'a été visitée entre les salinités 0 et 1, car le chenal du milieu prend fin en raison de la présence d'îles. Cette façon de sélectionner les stations par la salinité nous a forcément amené à avoir des coordonnées géographiques différentes pour chaque station lors de chacune des sorties, étant donné l'effet des marées. Les stations d'échantillonnage ne dépendaient donc pas d'un point géographique mais plutôt d'une salinité prédéterminée. En raison de conditions météorologiques défavorables, les stations M-13 et M-35 n'ont pu être visitées lors la dernière sortie.

À chaque station, des échantillons d'eau ont été prélevés à l'aide d'une bouteille Go-Flo (5 litres), dont un échantillon à la surface (2m) et l'autre de 2 à 3m du fond. Ces échantillons d'eau étaient ensuite conservés à l'obscurité et au frais.

1.3.3 Été 2001

Deux croisières ont été réalisées à deux stations fixes dans le but d'établir la dynamique du picophytoplancton à court terme lors de différents états de marées. Les deux croisières ont eu lieu pendant les grandes marées de juin et de juillet 2001. Une station fixe était située dans une zone d'eau douce (Zone 1) au sud de l'Île d'Orléans (46° 52' 86" N, 70° 55' 60" W) et l'autre directement dans la ZTM (Zone 2) (47° 06' 71" N, 70° 42' 44" W) (Figure 2.1) où on retrouve les plus forts gradients physiques et chimiques. Lors d'une croisière, chaque site était échantillonné à trois marées hautes et basses et quatre marées intermédiaires pour un total de six marées hautes et basses et huit marées intermédiaires pour chacune des stations fixes en 2001. L'eau fut prélevée à la surface (0-2 m), au milieu de la colonne et au fond, de 2 à 3m du fond avec deux bouteilles Go-Flo de 5 litres. Ces échantillons d'eau étaient ensuite conservés à l'obscurité et au frais.

1.3.4 Variables physiques

Un profil de salinité et de température en fonction de la profondeur était effectué avec l'instrument Sea Bird conductivity-temperature-depth (CTD), modèle Sealogger SBE-19. Cet instrument descendait jusqu'à deux mètres du fond. Afin de compenser pour des données manquantes de turbidité (NTU), la turbidité de l'été 2001 a été évaluée par l'analyse de poids sec du seston. Le seston fut filtré sur des filtres GF/F (Whatman) préalablement pesés. Afin d'obtenir le seston total (matière particulaire), organique et inorganique, les échantillons furent récoltés en duplicata sur des filtres Millipore de fibre de verre (0,7 µm) préalablement carbonisés (2h, 450°C) et pesés (P_1). Les filtres furent conservés au congélateur jusqu'à leur analyse. Au moment de l'analyse, les filtres furent d'abord placés au dessiccateur (60°C) pendant 24h et pesés (P_2). Les filtres furent ensuite carbonisés à 450°C pendant 13h et pesés une dernière fois (P_3). Les masses en seston totale (DW_t), organique (DW_o) et inorganique (DW_i) furent déterminés à partir des équations suivantes : $DW_t(g) = P_2 - P_1$, $DW_o(g) = P_2 - P_3$, $DW_i = P_3 - P_1$. Le rapport

inorganique: organique provient de DW_i ; DW_o . Une corrélation entre le logarithme des mesures NTU et le logarithme des concentrations de seston total fut évaluée afin de valider l'utilisation du poids sec du seston comme mesure de turbidité ($R^2 = 0.96$, $n = 72$, $p < 0.0001$).

Lors de la croisière de juin 2001, les caractéristiques spectrales de chacune des stations furent mesurées à l'aide d'un spectroradiomètre (modèle PUV-500, Biospherical instruments, San Diego, USA) dans l'ultraviolet (320 et 340 nm, respectivement UVB et UVA) et dans l'étendu de la lumière disponible pour la photosynthèse (PAR: 400 à 700 nm). L'irradiance à chacune des longueurs d'onde (E_d) fut mesurée simultanément pour l'ensemble de la colonne d'eau. Les données d'irradiance furent corrigées pour le signal électrique résiduel en soustrayant les valeurs d'irradiance obtenues à l'obscurité et à température *in situ*. Les coefficients d'atténuation de la lumière (K_d) furent calculés à partir de régressions simples entre le logarithme naturel de $E_{d\lambda}$ et la profondeur. La profondeur de pénétration de la lumière ($Z_{1\%}$) (profondeur à laquelle $E_{d\lambda} = 1\% E_{d\lambda}$ de surface) fut calculée à partir de cette équation proposée par Kirk (1994) : $4.605/K_d$.

1.3.5 Variables chimiques

Pour l'azote total (TN), la concentration d'azote particulaire (PON) fut additionnée à l'azote dissout (TDN). Le TDN a été obtenu en filtrant les échantillons sur des filtres GF/F préalablement brûlés et le filtrat fut ensuite conservé au frais à l'obscurité jusqu'à l'analyse. Le PON a été obtenu en filtrant entre 20 et 100ml (dépendamment de la matière en suspension) sur des filtres GF/F préalablement brûlés et lavés à l'acide. Ces filtres étaient ensuite gardés au congélateur (-20°C) à l'obscurité jusqu'à l'analyse. Pour le phosphore total (TP), l'échantillon non-filtré fut acidifié (1ml 30% H_2SO_4 par 100ml d'échantillon) et gardé au frais (4°C) jusqu'à l'analyse. Toutes les analyses chimiques ont été effectuées au Laboratoire National des Essais Environnementaux (LNEE) à Burlington, Ontario.

1.3.6 Picophytoplankton

Environ 15-20ml d'eau était pré-filtrés afin d'éliminer des détritits et la matière organique des échantillons. Pendant l'été 2000, les pré-filtrations ont été effectuées sur des filtres $5\mu\text{m}$ Nitex (diamètre 47mm). Lors de l'été 2001, des filtres Nuclepore (diamètre 47mm) de porosité $3\mu\text{m}$ ont été utilisés. Le filtrat de ces pré-filtrations était ensuite filtré sur membrane Anodisc (Whatman) de $0.2\mu\text{m}$ à pression réduite ($< 50\text{kPa}$). Ces filtres étaient installés sur des lames à l'aide d'Aquapoly mount (Polysciences) et immédiatement conservés au frais (4°C) et à l'obscurité pendant 24 h, pour être finalement placés au congélateur (-20°C). À l'intérieur d'une semaine, le picophytoplankton était énuméré par microscopie à épi-fluorescence (microscope Olympus) à grossissement de 1000x et immersion à l'huile. Des filtres interchangeables ont été utilisés afin d'identifier les différents pigments photosynthétiques dans la communauté. Lorsque les cellules sont excitées avec de la lumière verte, les picocyanobactéries riches en phycoérythrine (PE) émettaient de la fluorescence orange brillant alors qu'une excitation avec un filtre bleu provoquait de la fluorescence jaune clair. Le picophytoplankton sans phycoérythrine mais

avec phycocyanine et/ou Chl. *a* (PC) émettaient de la fluorescence rouge brillant lorsque soumis à une excitation avec de la lumière verte (Lovejoy *et al.* 1993; Lovejoy 1999). Nous utiliserons les abréviations suivantes dans la suite du texte : PE = picocyanobactéries riches en phycoérythrine, PC = picoeucaryotes et picocyanobactéries riches en phycocyanine et TPICO = communauté totale de picophytoplancton. Trois cents individus furent comptés avec un minimum de 15 champs par filtre. Lorsque les décomptes étaient faibles, un minimum de 50 champs étaient comptés. Dans la présente étude, notre catégorie PC comprend les picocyanobactéries ainsi que les picoeucaryotes. Selon Bertrand et Vincent (1994), les picoeucaryotes comptent moins de 20% de la communauté totale du picophytoplancton dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent, ce qui valide les deux grandes catégories utilisées.

1.3.7 Communauté de protistes (3-200µm)

Les échantillons furent examinés et préparés selon les méthodes de Lovejoy *et al.* (1993). Les échantillons ont été fixés immédiatement avec une solution de 1% glutaraldéhyde et 0.1% paraformaldéhyde (Tsuji et Yanagita 1981) afin de préserver la fluorescence des pigments photosynthétiques. Ceux-ci étaient conservés à l'obscurité et au frais (4°C) et ensuite décantés dans des cellules de sédimentation Utermöhl. L'ajout du fluorochrome DAPI (concentration finale de 2.4 µg·mL⁻¹) aux échantillons nous a permis de différencier les organismes et les particules inorganiques et de localiser et caractériser les noyaux selon la taille et la forme. De plus, l'utilisation d'un filtre vert nous aidait à observer les pigments photosynthétiques, nous permettant alors de différencier entre les protozoaires hétérotrophes et autotrophes. Les organismes furent ensuite classés selon trois grandes catégories : les autotrophes (incluant les mixotrophes), les hétérotrophes et les ciliés, prédateurs importants de picophytoplancton (Stockner *et al.* 2000).

1.3.8 Analyses statistiques

Deux analyses de régressions multiples ont été effectuées (SAS System, version 8.2) dans le but d'évaluer quelles variables expliquaient le mieux la variation dans l'abondance de PE et de PC dans les Zones 1 et 2. Les données de l'été 2001 ont été utilisées pour ces analyses, avec l'abondance de PE comme variable dépendante pour le premier modèle et l'abondance de PC pour le second. La salinité, la turbidité, la date, la zone, la profondeur et toutes les interactions entre ces variables étaient les variables indépendantes pour chacun des modèles. La date, la zone et la profondeur furent codées comme variables discrètes. La variable zone fut utilisée dans le modèle afin de tenir compte de variations entre les zones qui ne sont pas représentées par les autres variables dans le modèle, tel le broutage. Des transformations logarithmiques ont été appliquées à l'abondance de PE et de PC afin d'améliorer la normalité. L'examen des résidus ainsi que le test de Shapiro-Wilk ont été utilisés pour s'assurer que les prémisses de la régression multiple étaient rencontrées. Des analyses pas à pas ont été réalisées pour déterminer quelles variables entraient dans le modèle final (probabilité d'entrée 0.15). Les coefficients de détermination partiels (sr_i^2) ont été obtenus afin d'identifier la contribution relative de chacune des variables au R² total. Les rapports TN: TP n'ont pas pu être utilisés car les valeurs étaient fortement corrélées à la turbidité (coefficient rho de Spearman = -0.90,

$p < 0.0001$). Vu l'absence d'une distribution normale des données, le test non-paramétrique de Spearman a été effectué. Lorsque les données étaient distribuées de façon normale, le test des corrélations paramétriques Pearson fut utilisé. Le rapport TN: TP pourrait donc contribuer partiellement à l'effet de la turbidité.

Une analyse de variance (ANOVA) à un critère a été appliquée afin d'évaluer s'il existe une différence dans l'abondance de PE et PC entre les échantillons de surface et de fond. Lors des grandes marées de juin et juillet 2001, le taux de mélange de la colonne d'eau était élevé et de ce fait, peu d'échantillons furent récoltés en conditions de stratification. Cependant, à l'été 2000 des conditions prononcées de stratification ont été rencontrées à dix des stations échantillonnées. La différence entre les abondances en surface et au fond ont été analysées. Pour ces dix stations, la différence entre la salinité en surface et au fond était toujours supérieure à 3.5psu. Le test non-paramétrique de Spearman a été effectué afin d'évaluer la corrélation entre l'abondance de PC et PE et la salinité. Pour vérifier s'il avait une différence dans l'abondance du picophytoplancton attribuable au temps, une ANOVA à un critère a été réalisée sur les abondance de chacun des 2 groupes au cours des trois croisières, suivie du test à postériori de Tukey (Systat version 10).

1.4 Résultats

1.4.1 Distribution spatiale et temporelle à travers la ZTM (été 2000)

Les PC étaient plus abondants que les PE au cours des trois croisières, même aux salinités plus élevées (Figure 2). Les PC étaient négativement corrélées à la salinité (coefficient rho de Spearman=-0.46, $p < 0.0001$) tandis qu'il n'y avait pas de corrélation entre les PE et la salinité (coefficient rho de Spearman=0.20, $p > 0.05$). L'abondance des PC a augmenté de la première à la dernière croisière (14 juillet et 08 août, respectivement), par contre, seulement les abondances de la première croisière se sont avérées significativement plus faibles que les autres ($n=68$, $F=22.53$, $p < 0.05$). Les abondances de PE pendant la deuxième croisière (28 juillet) étaient significativement plus faibles que pendant la première et la dernière croisière ($n=68$, $F=42.15$, $p < 0.05$).

1.4.2 Distribution verticale

Les résultats d'une ANOVA à un critère menée sur les échantillons de l'an 2000 ont révélé que les PE étaient distribués de façon homogène à travers la colonne d'eau stratifiée ($n=20$, $F=1.02$, $p > 0.05$) alors que les PC étaient plus abondantes en surface qu'en profondeur ($n=20$, $F=13.26$, $p < 0.01$). Il n'existait aucune différence significative entre les abondances en surface et en profondeur pour les PE et les PC lors de l'échantillonnage de 2001, possiblement à cause du taux de mélange élevé pendant les grandes marées et la quasi-absence de stratification.

1.4.3 Abondance dans les Zones 1 et 2 (été 2001)

Pour la croisière de juin, le rapport PE : TPICO augmentait dramatiquement en allant de la Zone 1 à la Zone 2. Cette augmentation était moins évidente pendant la croisière de juillet, possiblement en raison de la chute de l'abondance des PE entre les deux croisières

(Figure 3). Cette chute en abondance ne fut pas observée pour les PC, d'ailleurs une augmentation fut observée de juin à juillet. L'augmentation du rapport et de l'abondance de PE correspondait à l'augmentation de la salinité et de la turbidité entre les Zones 1 et 2. En juin, l'abondance de TPICO chutait considérablement entre les Zones 1 (moyenne de 6.3×10^5 individus $\cdot L^{-1}$) et 2 (4.9×10^5 individus $\cdot L^{-1}$). Cette diminution a aussi été observée en juillet, avec des concentrations de 7.8×10^5 et 2.6×10^5 individus $\cdot L^{-1}$, respectivement pour les Zones 1 et 2.

1.4.4 Variables physiques

La turbidité, mesurée par le poids sec du seston, variait beaucoup dans la Zone 2 comme en témoignent les valeurs d'écart type élevées (Figure 3). La matière inorganique est largement responsable de cette turbidité. À titre d'exemple, le rapport matière inorganique : organique était de 6.3 ± 2.2 et de 12.6 ± 6.8 pour juin et juillet 2001 respectivement. Dans la Zone 2, la salinité augmentait de la marée basse à la marée haute, alors que les concentrations de seston étaient maximales lors des marées basses et intermédiaires pour diminuer ensuite avec l'augmentation de la salinité. Ces observations sont compatibles avec des études antérieures dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent (Kranck 1978; Vincent *et al.* 1994). La température a légèrement augmenté de juin à juillet (Tableau I) mais cette hausse n'était pas significative (ANOVA, $n=30$, $F=0.95$, $p>0.05$). Il existait une forte corrélation négative entre la température et la salinité (Pearson $r=-0.97$).

La quantité de lumière sous l'eau variait considérablement entre les Zones 1 et 2 (Figure 5; Tableau I). Les coefficients d'atténuation de la lumière (K_d) pour les longueurs d'onde mesurées (320 et 340 nm, PAR) et la profondeur de la zone photique ($Z_{1\%}$) diffèrent entre les zones. La plus importante atténuation de la lumière se produit dans la Zone 2 lors des marées basses, descendantes et montantes (Figure 5). La profondeur à laquelle on retrouve 1% de la lumière incidente a diminué entre les Zones 1 et 2 d'environ 90% pour PAR et d'environ 83% pour le rayonnement UV. Dans la Zone 2, la lumière disponible pour la photosynthèse n'occupait que 2.7% de la colonne d'eau lors des marées basses, descendantes et montantes.

1.4.5 Variables chimiques

Le rapport TN: TP a chuté entre les Zones 1 et 2 (Tableau I). Pour le mois de juin, le rapport moyen était de 50.9 ± 7.8 dans la Zone 1 et de 11.6 ± 6.7 dans la Zone 2. Cette chute fut aussi observée en juillet, avec des valeurs moyennes de 42.8 ± 6.7 et de 10.6 ± 4.1 respectivement pour les Zones 1 et 2. Cette décroissance a été attribuée à l'augmentation relative du TP dans la Zone 2 comparativement au TN (Figure 2.4). Le TP a augmenté d'un facteur 15 à travers les zones alors que le TN a augmenté d'un facteur inférieur à 3.

1.4.6 Communauté de protistes

Les résultats préliminaires de décomptes microscopiques indiquent une augmentation nette des organismes de juin à juillet 2001 (Tableau III). L'abondance des autotrophes mesurant entre 3 et $20 \mu m$ a augmenté d'un facteur deux alors que l'abondance de ceux

mesurant entre 20 et 200µm a augmenté d'un facteur dix. L'abondance des hétérotrophes mesurant entre 3 et 20µm a doublé et le groupe des ciliés a montré une augmentation d'un facteur cinq entre les deux croisières.

1.4.7 Analyses de régression : PE

Les variables sélectionnées pour le modèle final ont été la zone, la date, la turbidité et l'interaction turbidité * zone (Tableau II). Le modèle final expliquait 76.4% de la variance au niveau de l'abondance de PE. La salinité n'a pas été retenue par le modèle pour expliquer l'abondance de PE.

L'interaction entre turbidité * zone a été retenue et était significative. La pente entre l'abondance de PE et la turbidité était plus importante dans la Zone 1 que dans la Zone 2. Ces relations étaient significatives pour chacune des zones mais peu élevées. La valeur de pente plus faible dans la Zone 2 s'explique par la grande variation des valeurs de turbidité et de l'abondance de PE dans cette zone (Figure 3). Une régression simple entre le seston, comme indice de turbidité, et l'abondance de PE a démontré la relation forte et positive entre ces variables ($n=106$, $R^2=0.53$, $p<0.0001$) (Figure 6). Une inspection plus approfondie des données a révélé une distribution bimodale du seston en raison de la variabilité entre les zones. L'abondance de PE était néanmoins corrélée positivement au seston lorsque les zones étaient considérées séparément, mais la variance totale expliquée par les modèles étaient peu élevée : Zone 1 ($n=53$, $R^2=0.16$, $p=0.003$) et Zone 2 ($n=53$, $R^2=0.09$, $p<0.05$).

La date a été retenue comme variable explicative de l'abondance. Ce résultat coïncide bien avec la chute en nombre de PE entre juin et juillet 2001 (Figure 3).

1.4.8 Analyses de régression : PC

Les variables explicatives retenues dans le modèle final ont été la salinité, la turbidité, la zone, la profondeur, et les interactions salinité * date, turbidité * zone et turbidité * date (Tableau II). Le modèle final expliquait 81.9% de la variance dans l'abondance de PC, la salinité étant le meilleur prédicteur expliquant 62.2% de la variance expliquée par le modèle. La variable profondeur représentait la différence entre l'abondance à la surface et au fond. L'abondance variait entre ces profondeurs, avec les plus fortes valeurs rencontrées en surface. Contrairement au modèle avec PE où la zone et le seston jouaient un rôle critique, la salinité fut la variable expliquant le plus de variations dans l'abondance de PC.

L'interaction entre la salinité et la date a été retenue dans le modèle. Les relations entre l'abondance de PC et la salinité étaient négatives et significatives lors des croisières de juin et juillet ($R^2=0.55$, $p<0.0001$ et $R^2=0.69$, $p<0.0001$ respectivement).

L'interaction entre la turbidité et la date était aussi significative. La pente entre l'abondance de PC et la turbidité était négative lors des deux croisières. Par contre, elle était significative seulement pendant la croisière de juillet ($R^2=0.20$, $p<0.0001$).

Finalement, l'interaction entre la turbidité et la zone a aussi été retenue dans le modèle. Une inspection plus approfondie des données a révélé une faible relation négative entre l'abondance de PC et la turbidité dans la Zone 1 ($R^2=0.12$, $p<0.05$) et une faible relation positive dans la Zone 2 ($R^2=0.12$, $p<0.01$). Cette différence de relations entre les zones est discutée plus loin.

1.5 Discussion

Les PC dominent la communauté de picophytoplancton dans la ZTM, mais on observe un pic d'abondance des PE dans la Zone 2. Ces résultats sont compatibles avec la dominance observée des PC dans plusieurs systèmes d'eau douce et celle des PE dans les systèmes marins. Cette distribution pourrait représenter des différences fondamentales chez les génotypes retrouvés dans chacun des biomes aquatiques. Mon étude démontre que la composition pigmentaire de la communauté picophytoplanctonique varie considérablement entre la zone d'eau douce et la ZTM du fleuve Saint-Laurent. Cette variation s'explique par la présence de gradients importants dans l'environnement physique et chimique et nous discuterons plus précisément le rôle de la lumière et de la salinité comme facteurs de contrôle.

1.5.1 Facteurs contrôlant l'abondance de PE

1.5.1.1 Zone

Dans la ZTM, les PE étaient fortement associées à la turbidité (Figure 6). La variable zone fut retenue comme facteur expliquant le mieux la variation dans l'abondance de PE. Les zones se différenciaient par de forts contrastes au niveau de la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau, au niveau de la salinité et dans la concentration d'éléments nutritifs. L'effet combiné de ces facteurs sur l'abondance semble surpasser l'effet individuel de la turbidité et de la salinité.

1.5.1.2 Turbidité

La turbidité, plutôt que la salinité, explique le mieux la variation dans l'abondance de PE entre les Zones 1 et 2. La ZTM est caractérisée par des fluctuations importantes dans l'environnement physique et chimique et par sa nature très dynamique. Plus spécifiquement, cette zone subit des changements abrupts dans la quantité de lumière qui pénètre dans la colonne d'eau (Tableau I). Les organismes qui se trouvent dans la Zone 2 doivent s'adapter à une diminution de 90% de la pénétration de PAR et de 83% de la pénétration des rayons UV (Figure 5). Lorsque la turbidité est élevée, on observe une augmentation dans la concentration des PE, ce qui corrobore avec les observations de Glover *et al.* (1987) qui ont documenté une plus grande efficacité de PE par rapport à PC en condition de faible intensité lumineuse.

Lors des épisodes de forte turbidité dans la Zone 2, l'augmentation des PE pourrait résulter d'un changement dans la composition en espèces de la communauté ou d'une croissance importante favorisée par leur adaptation aux conditions ambiantes de faible

luminosité. Le genre *Synechococcus* est reconnu pour sa forte diversité génétique (Lovejoy 1999) et il est probable que nous observions une sélection pour les espèces tolérantes aux faibles intensités lumineuses de cette zone. En plus de la diversité génétique, il semble exister une plasticité phénotypique chez les picocyanobactéries. Par exemple, en conditions de faible intensité lumineuse, Ohki et Fujita (1992) ont observé une augmentation du rapport phycoérythrine: phycocyanine suite à l'expansion du pigment phycoérythrine. Or, il semblerait que certains individus de la communauté picophytoplanctonique ont la capacité de moduler la synthèse de la phycoérythrine et de la phycocyanine en fonction de la quantité de lumière disponible, communément appelé le processus « d'adaptation chromatique » (Tandeau de Marsac 1977). Ceci implique que de telles adaptations physiologiques pourraient être responsables de l'augmentation du rapport PE :TPICO observée dans la Zone 2.

1.5.1.3 Aspect temporel

Le temps a eu un impact plus fort que prévu sur l'abondance des PE, avec une chute en abondance de juin à juillet 2001. Bertrand et Vincent (1994) avaient aussi observé une diminution des picocyanobactéries riches en phycoérythrine ainsi qu'une croissance en picocyanobactéries riches en phycocyanine au cours de l'été. Des fluctuations naturelles saisonnières pourraient expliquer la chute des PE dans la ZTM. La température de l'eau semble une explication peu probable car celle-ci a augmenté de seulement 1.5°C entre la première et la deuxième croisière. De plus, plusieurs auteurs ont remarqué que les communautés dominées par les picocyanobactéries riches en phycoérythrine pouvaient persister à travers les saisons, malgré de grandes fluctuations dans la température de l'eau (Fahnenstiel et Carrick 1992, références à l'intérieur).

1.5.1.4 Broutage

La diminution de l'abondance totale du picophytoplancton à travers la ZTM pourrait s'expliquer par l'intervention de facteurs biotiques, tel que le broutage. Or le broutage ne peut être tenu responsable de la diminution plus forte chez les PE, plutôt que chez les PC, au cours des périodes de juin à juillet malgré l'augmentation de la quantité de brouteurs (Tableau III). Ceci impliquerait un broutage sélectif de PE sur PC, ce qui semble peu probable. D'ailleurs, un taux de broutage élevé a déjà été documenté dans la Zone 2 (Lovejoy *et al.* 1993; Frenette *et al.* 1995), précisément où nous avons observé une augmentation des PE. Les conditions de faible lumière dans la Zone 2 pourraient favoriser une croissance rapide chez les PE, étant mieux adaptées aux conditions de faible lumière. Cela dit, l'abondance de PE pourrait représenter un bilan positif entre la croissance et les pertes attribuables au broutage.

1.5.1.5 Salinité

Contrairement à nos attentes, l'abondance des PE n'était pas corrélée à la salinité malgré les nombreuses observations relatant sa dominance en milieu marin (Lovejoy 1999). Ceci est cependant en accord avec les observations réalisées dans la Baie de Chesapeake par Ray *et al.* (1989). En raison de l'existence de génotypes marins, nous aurions pu observer une augmentation des PE avec une augmentation de la salinité. Nos résultats ont

démontré que les PE dans la Zone 2 étaient favorisées par la turbidité élevée plutôt que par la salinité, reflétant une adaptation chromatique plutôt qu'une advection d'espèces marines.

1.5.1.6 Éléments nutritifs

Plusieurs auteurs ont observé que les PE sont dominants dans les eaux salines oligotrophes, éloignées des côtes (e.g. Stockner et Antia 1986; références à l'intérieur) tandis que dans les eaux côtières plus riches en éléments nutritifs, les picocyanobactéries riches en phycocyanine sont plus abondantes (e.g. Hall et Vincent 1990, références à l'intérieur). Or ce patron ne semble pas s'appliquer dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent. Au contraire, nous avons observé une augmentation dans l'abondance des PE avec les conditions plus riches en éléments nutritifs de la Zone 2 (Figure 2.4). Nous suggérons alors que le climat optique, plutôt que l'état trophique, contrôlerait l'abondance des PE dans la ZTM. Pick (1991) a aussi suggéré que la qualité spectrale de l'environnement était un facteur clé qui déterminait la composition pigmentaire de la communauté picophytoplanctonique. Contrairement à nos résultats, elle a trouvé que l'abondance des PE était négativement corrélée à l'atténuation de la lumière. Cette différence peut être expliquée par la variation dans la qualité de la lumière entre les systèmes. L'environnement optique de la ZTM est fortement influencé par la quantité de matière inorganique en suspension, alors que dans les systèmes lacustres, l'environnement optique est largement affecté par les particules organiques et/ou la matière organique dissoute, ce qui pourrait se traduire par des différences au niveau du spectre de lumière bleu.

1.5.1.7 Profondeur

Les PE étaient distribuées de façon homogène à travers la colonne d'eau, même lors de conditions de stratification où les eaux du fond étaient plus salines. Ces résultats sont en accord avec ceux de Ray *et al.* (1989). Ceci souligne la tolérance des PE aux conditions de faibles intensités lumineuses et suggère qu'elles n'ont pas d'affinité marquée pour les salinités élevées de la ZTM.

1.5.2 Facteurs contrôlant l'abondance de PC

1.5.2.1 Salinité

La chute en densité des PC est majoritairement influencée par l'augmentation de la salinité dans la ZTM. L'analyse de régression a révélé que 62.2% de la variance dans l'abondance des PC était expliquée par la salinité (Tableau II). De leur côté, Ray *et al.* (1989) ont aussi trouvé que l'abondance des PC était négativement corrélée à la salinité dans la Baie de Chesapeake. De plus, ces auteurs ont remarqué que les PC de cet estuaire tempéré dominaient en nombre les PE par un facteur huit. Ces résultats appuient la dominance numérique des PC sur les PE observée dans la ZTM. Cela dit, les PC doivent cependant démontrer une certaine tolérance à l'augmentation de salinité. D'autres facteurs, tels que le broutage pourraient aussi expliquer la diminution graduelle des PC dans la ZTM, en plus de l'effet de la salinité. Cet aspect est discuté ci-dessous.

1.5.2.2 Turbidité

L'effet de la turbidité sur la concentration des PC n'expliquait qu'une petite partie de la variation dans la ZTM. L'interaction entre la turbidité et la zone était significative dans la Zone 1, c'est à dire que l'abondance des PC diminuait avec une augmentation de la turbidité, possiblement indicatif de leur croissance réduite en situation de faible lumière. Par contre, cette relation n'existait plus dans la Zone 2. Ici, les PC étaient plus abondantes lors de conditions de turbidité élevée et de faible salinité (Figure 2.3). Il est important de noter que lorsque la salinité augmentait dans la Zone 2, les PC et la turbidité diminuaient. La salinité semble alors jouer un plus grand rôle que la turbidité sur la densité des PC dans la Zone 2.

1.5.2.3 Profondeur

Lors des événements de stratification dans la ZTM, les PC étaient plus abondantes à la surface qu'au fond. Ceci pourrait illustrer la préférence des PC pour des conditions de lumière élevée en plus de démontrer leur aversion pour les eaux plus salines du fond. Ces observations sont en accord avec celles d'Affronti et Marshall (1993) qui ont aussi trouvé un nombre plus élevé de picocyanobactéries riches en phycocyanine à la surface et celles riches en phycoérythrine au fond.

1.5.2.4 Aspect temporel

Nos résultats démontrent une légère hausse de l'abondance des PC en fonction du temps, à l'intérieur des saisons 2000 et 2001. Ces observations concordent avec celles de Bertrand et Vincent (1994) qui ont aussi remarqué une augmentation dans la concentration de PC et une diminution de celle de PE au cours de l'été dans la ZTM. Cette croissance au cours de la saison pourrait s'expliquer par l'augmentation de la température de l'eau. Cependant, la diminution des PE demeure inexpliquée car celles-ci ont le potentiel de dominer à diverses températures (Fahnenstiel et Carrick 1997).

1.5.3 Facteurs contrôlant l'abondance totale du picophytoplancton

1.5.3.1 Lumière, salinité et nutriments

Les concentrations élevées en éléments nutritifs qui caractérisent la Zone 2 sont tenues responsables de la grande productivité de cette zone (e.g. Vincent et Dodson 1999, références à l'intérieur). Les fortes concentrations en nutriments proviennent des tributaires et des vasières intertidales adjacentes, des taux de mélange élevés ainsi que de la resuspension intense des sédiments. En ce qui concerne les éléments nutritifs et le picophytoplancton, plusieurs auteurs ont noté lors d'expériences de fertilisation que l'abondance de *Synechococcus* augmente avec une hausse de concentration en éléments nutritifs (Stockner 1991, références à l'intérieur). Ces derniers ont alors identifié les éléments nutritifs comme facteur de contrôle majeur de la communauté picophytoplanctonique. Malgré ces découvertes, l'état trophique d'un système ne s'est pas avéré un indicateur fiable de l'abondance de picophytoplancton en eau douce (Takamura et Nojiri 1994; Carrick et Schelske 1997) ni en eau salée (Stockner et Antia 1986).

Dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent, nous proposons que le régime de lumière sous l'eau affecte la communauté de picophytoplancton de façon critique, suivi par la salinité et les concentrations en éléments nutritifs. Ces conclusions sont en accord avec celles de Pick (1991) qui a trouvé que l'atténuation de la lumière jouait un rôle important en influençant l'abondance du picophytoplancton à travers des lacs de divers niveaux trophiques. Takamura et Nojiri (1994) ont suggéré que le picophytoplancton est influencé par le rapport TN: TP plutôt que l'état trophique d'un système. En effet, d'autres auteurs ont aussi appuyé l'influence importante d'un rapport élevé ($>25:1$) sur la concentration de la communauté en lacs (Stockner et Shortreed 1988; Stockner *et al.* 2000, références à l'intérieur). Les résultats de cette étude ne sont pas en accord avec cet argument. Nos observations suggèrent plutôt un impact différentiel du rapport TN: TP sur le picophytoplancton lors de conditions de lumière et de salinité spécifiques. Dans la Zone 1, le rapport TN: TP a chuté d'un facteur 4.5 (moyenne de 50.9 ± 7.8 et 42.8 ± 6.7 pour juin et juillet respectivement) comparativement à la Zone 2 (moyenne 11.6 ± 6.7 et 10.6 ± 4.1 pour juin et juillet respectivement). Cette chute pourrait être associée à la diminution observée des PC à travers la ZTM. À l'inverse, l'augmentation des PE dans la Zone 2 est en conflit avec cette théorie. La chute importante du rapport TN: TP semble être causée par l'augmentation élevée du TP relatif au TN (Figure 4). L'augmentation de la concentration de matière inorganique dans la colonne, i.e., de sédiments, pourrait aussi être associée à ce changement du rapport entre la Zone 1 et la Zone 2. Des expériences *in situ* et *in vivo* ont démontré que le picophytoplancton est rarement limité par le phosphore mais peut être limité par l'azote et que celui-ci pourrait restreindre l'abondance de la population (Stockner *et al.* 2000, références à l'intérieur). De plus, la phycoérythrine chez *Synechococcus* sp. joue deux rôles fonctionnels : comme réserve d'azote et comme capteur de lumière pour la photosynthèse (Wyman *et al.* 1985). Ce rôle de réserve d'azote pourrait expliquer la capacité des PE à croître dans la Zone 2, malgré la chute du rapport TN: TP. La diminution relative de la disponibilité de TN dans la Zone 2 peut illustrer l'avantage de la réserve d'azote de la phycoérythrine.

Des facteurs abiotiques, autres que les éléments nutritifs, la lumière et la salinité, pourraient avoir une influence sur le picophytoplancton mais n'ont pas été abordés dans cette étude. Par exemple, les importants gradients physiques et chimiques rencontrés par la communauté de la ZTM pourrait induire une mortalité importante sous l'effet d'un stress physiologique imposé par ces changements abrupts des conditions environnementales. Un autre aspect non abordé dans cette étude est celui de l'impact du taux de mélange élevé de la colonne d'eau sur le picophytoplancton. D'après Paerl (2000), des conditions de turbulence élevée pourraient être néfastes pour les cyanobactéries, et constituer un facteur additionnel influençant la chute de la communauté totale de picophytoplancton à travers la ZTM.

1.5.3.2 Broutage

Le broutage du picophytoplancton par les protozoaires a été suggéré par plusieurs auteurs comme mécanisme de contrôle important des populations (e.g. Wehr 1991; Stockner nad Anita 1986). Stockner *et al.* (2000) ont publié une revue de littérature sur les prédateurs

potentiels du picophytoplancton. Il semble que les ciliés (15-200 μm) et les nanoflagellés hétérotrophes et mixotrophes soient les plus importants prédateurs. Les rotifères, les naupliis et les copépodites peuvent aussi avoir un impact sur la communauté par le broutage direct ou indirect (i.e. prédation sur les brouteurs de picophytoplancton). Des études dans la ZTM du fleuve Saint-Laurent ont documenté une communauté de protozoaires très diversifiée (Lovejoy *et al.* 1993; Frenette *et al.* 1995). Bertrand et Vincent (1994) ont suggéré que le broutage est potentiellement un facteur de contrôle important sur l'abondance de la communauté picophytoplanctonique dans la Zone 2. Frenette *et al.* (1995) ont identifié un mécanisme de rétention hydrodynamique dans cette zone qui augmente le temps de rétention du zooplancton et de particules de grande taille, incluant les brouteurs de picophytoplancton, tels les flagellés et les ciliés. En effet, le zooplancton de la ZTM est dominé par des prédateurs potentiels de picophytoplancton tels les naupliis, les copépodites et les copépodes (G. Winkler *et al.*, données non publiées). Notre concentration de TPICO a diminué de la Zone 1 à la Zone 2, possiblement reflétant une augmentation de la pression de broutage. L'efficacité rehaussée des PE dans les conditions de faible lumière de la Zone 2 pourrait permettre à ce groupe de picophytoplancton d'éviter les dommages infligés par le broutage. Il est fort possible que la chute du TPICO entre juin et juillet 2001 soit expliquée par la prédation et ceci est bien illustré par les résultats préliminaires de décomptes microscopiques qui montrent une augmentation de la communauté hétérotrophe, incluant les ciliés pendant cette période (Tableau 2.III).

1.5.4 Conclusions

Cette étude illustre que la salinité et la turbidité sont les facteurs majeurs contrôlant la composition pigmentaire du picophytoplancton. Les picocyanobactéries riches en phycocyanine et les picoeucaryotes dominent la ZTM et sont négativement corrélées à la salinité; elles ne montrent aucune corrélation à la turbidité. À l'opposé, les picocyanobactéries riches en phycoérythrine sont fortement corrélées à la turbidité, et donc aux faibles intensités lumineuses; elles ne sont aucunement corrélées à la salinité. Ceci démontre l'efficacité de ces dernières dans des conditions de lumière faible. Nous avons remarqué une chute dans l'abondance totale du picophytoplancton de la zone d'eau douce à la ZTM. Cette chute semble être causée par le broutage intense, tel que suggéré auparavant par plusieurs chercheurs dans cette zone. Cette étude souligne le caractère dynamique de la ZTM ainsi que les impacts des gradients physiques sur la communauté picophytoplanctonique.

1.6 Bibliographie

- Affronti, L.F.Jr. et Marshall, H.G. 1993. Diel abundance and productivity patterns of autotrophic picoplankton in the lower Chesapeake Bay . *J. Plankton Res.*, **15**, 1-8.
- Andreoli, C., Tolomio, C., Tognetto, L., Moro, I., Scarabel, L. et Masiero, L. 1997. Phytoplankton and chemico-physical composition of the Caleri Lagoon (North Adriatic Sea) during 1991. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **119**, 95-117.
- Bertrand, N. et Vincent, W.F. 1994. Structure and dynamics of photosynthetic picoplankton across the saltwater transition zone of the St. Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 161-171.
- Caron, D., Pick, F.R. et Lean, D.R. 1985. Chroococcoid cyanobacteria in lake Ontario: vertical and seasonal distribution during 1982. *J. Phycol.*, **21**, 171-175.
- Carrick, H. et Schelske, C.L. 1997. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters? *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1613-1621.
- d'Anglejan, B. et Ingram, R.G. 1984. Near bottom variations of turbidity in the St. Lawrence estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Sc.*, **19**, 655-672.
- Fahnenstiel, GL. et Carrick, H. 1992. Phototrophic picoplankton in lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition and contribution to biomass and production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 379-388.
- Fahnenstiel, GL., Sicko-Goad, L., Scavia, D. et Stoermer, EF. 1986. Importance of picoplankton in Lake Superior . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 235-240.
- Frenette, J.-J., Vincent, W.F., Dodson, J.J. et Lovejoy, C. 1995. Size-dependent variations in phytoplankton and protozoan community structure across the St. Lawrence River transition region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 99-110.
- Geyer, W.R. 1993. The importance of suppression of turbulence by stratification on the estuarine turbidity maximum. *Estuaries*, **16**, 113-125.
- Glover, H.E., Keller, M.D. et Spinrad, R.W. 1987. The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton clones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **105**, 137-159.
- Hall, J.A. et Vincent, W.F. 1990. Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system. *Mar. Biol.*, **106**, 465-471.

Kirk, J. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, 1994.

Kranck, K. 1979. Dynamics and distribution of suspended particulate matter in the St. Lawrence estuary. *Naturaliste canadien*, **106**, 163-173.

Lopez-Garcia, P.R.-V.F., Pedros-Alio, C., and Moreira, D. 2001. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature*, **409**, 603-607.

Lovejoy, C. 1999. *Remarques sur le picoplancton. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires*. Les presses scientifiques du CNRC-NRC, pp. 371-378.

Lovejoy, C., Vincent, W.F., Frenette, J.-J. et Dodson, J.J. 1993. Microbial gradients in a turbid estuary: applications of a new method for protozoan community analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1295-1303.

Lucotte, M. et d'Anglejan, B. 1986. Seasonal control of the Saint-Lawrence Maximum Turbidity zone by tidal-flat sedimentation. *Estuaries*, **9**, 84-94.

Ohki, K. et Fujita, Y. 1992. Photoregulation of phycobilisome structure during complementary chromatic adaptation in the marine cyanophyte *Phormidium* sp. C86. *J. Phycol.*, **28**, 803-808.

Paerl, H. 2000. Marine Plankton. In Whitton, B. and Potts, M. (ed.), *The Ecology of Cyanobacteria: their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 121-194.

Pick, F.R. 1991. The abundance and composition of freshwater picocyanobacteria in relation to light penetration. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 1457-1462.

Pocklington, R. et Tan, F. 1987. Seasonal and annual variations in the organic matter contributed by the St. Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **51**, 2579-2586.

Ray, R., Haas, L. et Sieracki, M. 1989. Autotrophic picoplankton dynamics in a Chesapeake Bay sub-estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52**, 273-285.

Silverberg, N. et Sundby, B. 1979. Observations in the turbidity maximum of the St. Lawrence estuary. *Can. J. Earth Sci.*, **16**, 939-950.

Stockner, J., Callieri, C. et Cronberg, G. 2000. Picoplankton and Other Non-Blooming Cyanobacteria in Lakes. In Whitton, B. and Potts, M. (ed.), *The Ecology of Cyanobacteria*:

their diversity in time and space. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 195-231.

Stockner, J.G. 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **76**, 483-492.

Stockner, J. et Antia, N. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2472-2503.

Stockner, J.G. et Shortreed, K.S. 1988. Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen : phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1348-1361.

Takamura, N. et Nojiri, Y. 1994. Picophytoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN:TP ratio of lake water in Japan. *J. Phycol.*, **30**, 439-444.

Tandeau de Marsac, N. 1977. Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria. *J. Bacteriol.*, **130**, 82-91.

Tsuiji, T. et Yanagita, T. 1981. Improved fluorescent microscopy for measuring the standing stock of phytoplankton including fragile components. *Mar. Biol.*, **64**, 207-211.

Vincent, W.F., Castenholz, R.W., Downes, M.T. et Howard-Williams, C. 1993. Antarctic cyanobacteria: light, nutrients, and photosynthesis in the microbial mat environment. *J. Phycol.*, **29**, 745-755.

Vincent, W.F., Bertrand, N. et Frenette, J.-J. 1994. Photoadaptation to intermittent light across the St. Lawrence estuary freshwater-saltwater transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **110**, 283-292.

Vincent, W.F. et Dodson, J.J. 1999. The St. Lawrence River, Canada-USA: the need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Jpn. J. Limnol.*, **60**, 29-50.

Vörös, L., Callieri, C., Balogh, K.V. et Bertoni, R. 1998. Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. *Hydrobiol.*, **369/370**, 117-125.

Wehr, J. 1991. Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton and size structure in phytoplankton communities. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **76**, 643-656.

Wyman, M., Gregory, R., and Carr, N. 1985. Novel role of phycoerythrin in the marine cyanobacterium *Synechococcus* strain DC2. *Science*, N.Y., **230**, 818-820.

Wyman, M. et Fay, P. 1986*a*. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) I. The influence of light quantity. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **227**, 367-380.

Wyman, M. et Fay, P. 1986*b*. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) II. The influence of light quality. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **227**, 381-393.

**Picophytoplankton community across an estuarine turbidity gradient:
variables controlling pigment composition**

Christine Barnard^{1,3}

Jean-Jacques Frenette^{1,3}

Warwick F. Vincent^{2,3}

¹ Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500,
Trois-Rivières, QC. G9A 5H7

² Département de biologie, Université Laval, Sainte-Foy, QC. G1K 7P4

³ GIROQ (Groupe Inter universitaire de Recherches Océanographiques du Québec)

Author to whom all correspondence should be addressed : Christine Barnard

e-mail : christine_barnard@uqtr.ca

Date of submission: 10 October, 2002.

Running title: Picophytoplankton pigment composition across an estuarine
maximum turbidity zone

2.2 Abstract

This study identifies the factors controlling picophytoplankton pigment composition across the estuarine maximum turbidity zone (MTZ) of the St. Lawrence River, Canada. Phycocyanin-rich picocyanobacteria and pico-eukaryotes (PC) dominated the community across the MTZ, yet a sharp increase in phycoerythrin-rich picocyanobacteria (PE) was observed during periods of high underwater light attenuation (PAR attenuation coefficient, $K_{dPAR} = 9.21\text{m}^{-1}$). PC abundance was negatively correlated with salinity and decreased across the MTZ. In contrast, no correlation was found between PE abundance and salinity. PE abundance peaked directly in the MTZ and was correlated with turbidity ($R^2=0.53$, $p<0.0001$). A sharp decrease in the total nitrogen (TN) to total phosphorus (TP) ratio was observed across the MTZ due to the high increase of TP relative to TN. This could partially explain the decrease in PC abundance and PE may have not been affected by this decline due to phycoerythrin serving as a nitrogen reserve. The peak in PE abundance could also imply high growth efficiencies in low light climates, allowing them to keep pace with the large number of grazers present. Thus, intense and persistent changes were observed in the pigment structure of the picophytoplankton community. PC abundance is controlled mainly by salinity while light climate strongly influences PE abundance. This study underlines the dynamic character of the MTZ and the impacts of the sharp physical gradients on the pigment composition of picophytoplankton community.

2.3 Introduction

In marine systems, picophytoplankton are now recognized as a major contributor to both biomass and total primary production, particularly in oligotrophic open oceans and meso-eutrophic coastal marine waters (e.g. Hall and Vincent 1990; Paerl 2000). Picophytoplankton are the major biomass component in subsurface marine waters where they may account for more than 50% of the biomass (Paerl 2000). In freshwaters, they are widespread and play an important role in pelagic food webs (e.g. Caron *et al* 1985; Fahnenstiel *et al.* 1986; Stockner 1991). It has been shown in whole lake fertilisation experiments that increased picophytoplankton carbon production positively affects production at all trophic levels, including fish, by flowing through microbial food webs (Stockner *et al.* 2000). However, the factors determining picophytoplankton abundance and dominance in freshwaters remain poorly understood. Initial estimates showed that picophytoplankton abundance and production increased with increasing trophic state while their contribution to total biomass and production decreased (Stockner and Antia 1986; Stockner 1991). Picophytoplankton was thought to contribute most to total phytoplankton biomass in oligotrophic lakes, yet Carrick and Schelske (1997) demonstrated that they can contribute significantly to production in eu- and hyper-eutrophic lakes. In saline, nutrient-rich coastal lakes of Antarctica picocyanobacteria achieve extreme concentrations, up to 10^9 cells per litre (Vincent *et al.* 1993). Takamura and Nojiri (1994) also found higher picophytoplankton biomass in eutrophic lakes than in oligotrophic lakes. They suggested that their contribution was influenced by total nitrogen to phosphorus ratios rather than lake trophic state. Pick (1991) found an inverse

relationship between light attenuation and freshwater picophytoplankton abundance in lakes of varying trophy.

In temperate estuaries, the significance of picophytoplankton remains sparsely documented. The few existing studies in estuarine systems suggest picophytoplankton are a highly significant and at times a dominant component of the phytoplankton community (Bertrand and Vincent 1994; and references therein). The factors controlling their abundance and dominance in estuaries have been little explored.

Picophytoplankton communities are composed of eukaryotic algae and prokaryotic cyanobacteria. The latter generally outnumber the eukaryotic picoplankton (Stockner and Antia 1986; Stockner 1991) but in some coastal lagoons (Chr  thiennot-Dinet *et al.* 1995, cited from Andreoli *et al.* 1997) and polar oceans (Lopez-Garcia *et al.* 2001), picoeukaryotes appear to dominate. The eukaryotes contain Chl *a* and either Chl *b* or *c*, with maximal absorbance in the blue region (400-500 nm). In addition to Chl *a*, the cyanobacteria are all equipped with the accessory pigment phycocyanin, and many also contain the pigment phycoerythrin which increases their capacity to occupy low light environments (Kirk 1994). These biliproteins serve as antennae pigments to efficiently donate absorbed light energy to chlorophyll *a* for photosynthesis (Kirk 1994; Wyman and Fay 1986*a*), thus allowing for a much wider absorption spectrum compared to organisms containing only chlorophylls. Phycocyanin-rich cyanobacteria absorb in the red region (615 nm) while those containing both phycocyanin and phycoerythrin further extend their absorption bandwidth to the green region (absorption 500 nm) (Wyman and Fay 1986*a*). Phycoerythrin-rich cyanobacteria thus grow more efficiently at lower light intensities

than algae and phycocyanin-rich cyanobacteria (Glover *et al.* 1987; Kirk 1994; Wyman and Fay 1986b).

Little attention has been accorded to the effect of light and salinity on the pigment structure of picocyanobacteria in natural communities. Light quality has a profound influence on the cellular concentration of photosynthetic pigments in a number of cyanobacteria. Through its effects on growth rates, light quality may be an important factor controlling the occurrence of picocyanobacteria with different accessory pigments (Kirk 1994; Wyman and Fay 1986b). For example, Vörös *et al.* (1998) found that the relative abundance of phycoerythrin-rich cells in total picocyanobacteria was highest in an underwater light regime dominated by green light, while phycocyanin-rich cells dominated under conditions dominated by red light. The efficiency of phycoerythrin-rich cyanobacteria in low light climates may predispose this pigment to dominate in certain low light conditions. Stockner and Antia (1986) reported that cyanobacteria from subsurface pigment maxima demonstrated greater phycoerythrin fluorescence intensity and rates than cyanobacteria from the surface. In Chesapeake Bay, Affronti and Marshall (1993) similarly ascribed a large increase in the phycoerythrin to phycocyanin ratio with depth to the total irradiance preference of each group. As for the effect of salinity, only phycoerythrin-rich cyanobacteria have been observed in offshore oceanic systems (e.g. Lovejoy 1999; Stockner and Antia 1986). In estuaries, phycocyanin-rich picophytoplankton has been found to be the most abundant and negatively correlated with salinity (Bertrand and Vincent 1994; Ray *et al.* 1989). In Chesapeake Bay the phycocyanin to phycoerythrin ratio averaged 8, illustrating the importance of

phycocyanin-rich picocyanobacteria in estuaries (Ray *et al.* 1989). Hence, light climate and salinity each appear to play pivotal roles in structuring the pigment composition of picophytoplankton communities. Phycoerythrin-rich picocyanobacteria seem associated with low light conditions and saltwater. Phycocyanin-rich picocyanobacteria seem associated with higher underwater irradiance levels and freshwater. How the combined effect of light and salinity influences pigment structure has not been addressed.

The objective of the present study was to determine how the picophytoplankton community was distributed across the estuarine maximum turbidity zone (MTZ) of the St. Lawrence River, with emphasis on the relative changes in the two pigment categories. Estuarine MTZ's are unique and dynamic ecosystems, characterized by sharp turbidity, salinity and nutrient gradients. We undertook the study in mid-summer over short, intense sampling periods to assess the pigment structure and its correlative relationships with the drastic short-term changes in environmental variables across the MTZ.

2.4 Method

2.4.1 Sampling site

The estuarine maximum turbidity zone (MTZ) of the St. Lawrence River is situated approximately 30-50 km downstream from Québec City (Canada) between the islands of Ile d'Orléans and Ile-aux-Coudres (Figure 1). These waters are characterized by salinities ranging from 0.1 and 10 psu (practical salinity units). The freshwater discharge averages $10\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ with maximum values reaching between $15\,000$ and $25\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ during snow melt (Pocklington and Tan 1987).

This freshwater-saltwater transition region is a zone of elevated turbidity referred to as the estuarine maximum turbidity zone (MTZ) (Silverberg and Sundby 1979). These highly turbid conditions are the result of lateral exchanges with the adjacent intertidal marshes (Lucotte and d'Anglejan 1986), flocculation processes across the salinity gradient, clay and silt sediments (d'Anglejan and Ingram 1984) and sediment resuspension due to tidal action (Geyer 1993; Silverberg and Sundby 1979).

2.4.2 Summer 2000

Three cruises were undertaken: 15 and 28 July and 8 August. During these cruises, 12 stations were sampled with 5 in the north channel (N), 5 in the south channel (S), and only 2 in the middle channel (M) because of the presence of islands (Figure 1). The site of each station was chosen according to surface salinity which was determined with a salinometer, model Yellow Spring Instrument. Five ranges of salinity were selected for the stations in the north and south channels: 0, 0-1, 1-3, 3-5 and finally 5 psu or more. The salinity of the 2 stations in the middle channel was between 1-3, and 3-5 psu. This implied that the geographical position of each station differed with every sampling period, depending on the tidal state. Due to unfavourable meteorological conditions, stations M-13 and M-35 were unable to be sampled during the final cruise. At each station, water was collected at the surface (0-2 m) and near the bottom (2 m from the bottom) with a 5 litre Go-Flo bottle. These water samples were stored cool and in the dark.

2.4.3 Summer 2001

Two cruises were undertaken to assess the short-term dynamics of picophytoplankton at fixed stations during different tidal regimes. The cruises occurred during the spring tides of June and July 2001. One fixed station was located in the strictly freshwater zone (46° 52' 86" N, 70° 55' 60" W) and the other directly in the transition zone (47° 06' 71" N, 70° 42' 44" W) (Figure 1). Each site was sampled at 3 high, 3 low and 4 intermediate tides, thus a total of 6 high, 6 low and 8 intermediate tides for each station. At every station, water was collected at the surface (0-2 m), mid-column and near the bottom (2 m from the bottom) with two 5 litre Go-Flo bottles. These water samples were stored cool and in the dark.

2.4.4 Physical variables

Water column salinity and temperature profiles were recorded using a CTD (Conductivity-Temperature-Depth meter, Sea logger SBE-19) which was lowered to 2 m from the bottom. In order to compensate for missing values of turbidity (NTU), turbidity was assessed for summer 2001 by dry weight analysis of the seston filtered onto preweighed GF/F glass fibre filters. Correlation between the log of NTU measurements and the of log seston concentrations was performed to validate the use of seston as a measure of turbidity ($R^2 = 0.96$, $n = 72$, $p < 0.0001$).

For the June cruise of 2001, a spectroradiometer (Model PUV-500, biospherical instruments, San Diego, USA) was used to measure the cosine-corrected downwelling underwater irradiance ($E_{d\lambda}$) at 320nm (UVB), 340nm (UVA) and cosine-corrected photosynthetically active radiation (PAR 400-700nm). Data were corrected by

subtracting the “dark irradiance” values (obtained when the instrument was fitted with a light-tight neoprene cap at *in situ* temperatures) from the $E_{d\lambda}$ readings. Diffuse vertical attenuation coefficients were calculated by linear regression of the natural logarithm of $E_{d\lambda}$ versus depth. The depth to which 1% of subsurface irradiance penetrated ($Z_{1\%}$) was calculated as $4.605/K_d$ (Kirk 1994).

2.4.5 Chemical variables

For total dissolved nitrogen (TDN), the filtrate from samples filtered through pre-combusted GF/F filters and stored cool in the dark until analysis. To obtain total nitrogen (TN), particulate organic nitrogen (PON) was added to TDN. PON was obtained by filtering 20 to 100 ml (depending on turbidity) of water through pre-combusted and acid-washed GF/F filters. These were then stored frozen in the dark ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$). For total phosphorus (TP), unfiltered water was acidified (1 ml 30 % H_2SO_4 per 100 ml sample) and stored cool until analysis. The chemical analyses were conducted at NLET (National Laboratory for Environmental Testing) in Burlington (Ontario). Colorimetric and autoclave digestion methods were used for TDN and TP, stannous chloride was also used for TP. PON was determined with the use of a CHN analyser.

2.4.6 Picophytoplankton

In a darkened room, immediately upon arrival in the laboratory approximately 15-20 ml of water sample were pre-filtered in order to remove detritus and organic matter from the samples. This procedure greatly improved slide quality. For summer 2000, the pre-filtration was done through a $5\mu\text{m}$ Nitex screen (diameter 47 mm) and for summer 2001 through $3\mu\text{m}$ Nucleopore membrane filters (diameter 47 mm). No difference in total

abundance was observed between the two types of prefiltrations. The membrane filters were more time efficient, as new ones were used for each filtration whereas the Nitex screens had to be cleaned between each filtration. The filtrate was filtered onto 0.2 μm Anodisc Whatman filters under gentle vacuum ($< 50 \text{ kPa}$). These filters were mounted on slides using Aquapolymount (Polysciences) and immediately stored in the dark at 4°C for 24 h, then stored frozen (-20°C). Within one week of the slide preparation, counting was undertaken with an Olympus epi-fluorescence microscope with exchangeable blue and green excitation filters and 1000 x oil immersion. When excited with a green light source, phycoerythrin-rich picophytoplankton (PE) fluoresce bright orange and when excited with the blue filter they fluoresce bright yellow. Picophytoplankton without phycoerythrin but with phycocyanin and/or Chl. *a* (PC) fluoresce bright red under the green filter (Lovejoy *et al.* 1993; Lovejoy 1999). Thus PE = phycoerythrin-rich picocyanobacteria, PC = pico-eukaryotes (algae) and phycocyanin-rich picocyanobacteria, and TPICO = total picophytoplankton. Three hundred individuals were counted with a minimum of 15 fields. A minimum of 50 fields were counted when counts were low. In the present study, our PC category included phycocyanin-rich picocyanobacteria as well as pico-eukaryotes. However, studies of the latter by Bertrand and Vincent (1994) have shown that these comprise less than 20 % of the total picophytoplankton community in the St. Lawrence MTZ.

2.4.7 Protist community (3-200 μm)

Samples were examined and prepared using the procedures outlined by Lovejoy *et al.* (1993). Samples for this analysis were fixed immediately with a mixture of 1%

gluteraldehyde and 0.1% paraformaldehyde (Tsuji and Yanagita 1981) for preservation of Chl *a* autofluorescence, stored in the dark at 4°C and later settled in Utermöhl chambers. The fluorochrome (DAPI) fluorescence allowed us to differentiate organisms from abiotic particles and to locate and characterise cells according to nucleus size and shape. In addition, the use of a green filter allowed us to identify the presence of photosynthetic pigments and thus to differentiate colourless protozoa from photosynthetic species. The organisms were grouped into three broad categories : autotrophs (including mixotrophs), heterotrophs and ciliates, which are important picophytoplankton predators (Stockner *et al.* 2000).

2.4.8 Data analysis

Two multiple regressions were conducted (SAS System, version 8.2) with the aim of evaluating which variables best predicted the abundance of the PE and PC components in Zones 1 and 2 of the MTZ. Summer 2001 data was used with PE abundance as the dependent variable for the first model and PC abundance for the second. Salinity, turbidity, date, depth, zone and all the interactions were used as independent variables in the PE and PC model. Date, zone and depth were coded as dummy variables. Logarithmic transformations were used on PE and PC in order to improve normality. Residual scatterplots and the Shapiro-Wilk test were used to verify that the assumptions of multiple regression were met. Forward stepwise selection was applied to determine which variables to enter into the final model (probability to enter was set at 0.15). Squared semi-partial correlation coefficients (sr_i^2) were obtained to identify the relative contribution of each variable to the total R^2 . TN:TP ratios could not be entered into the models as these

values were highly negatively correlated to turbidity (Spearman's $\rho = -0.90$, $p < 0.0001$) and may thus partially contribute to any turbidity effect.

A one-way analysis of variance (ANOVA) was performed to determine if there was a significant difference between in PE and PC abundance between surface and bottom samples. During the spring tides of summer 2001 sampling, mixing was high and persistent hence few samples were available from stratified conditions. However, during the summer 2000 cruises stratification was important at ten stations where the difference between surface and bottom salinity always exceeded 3.5 psu. These ten samples were used for the analysis.

2.5 Results

2.5.1 Spatial and temporal distribution across the MTZ (summer 2000)

PC were more abundant than PE cells throughout the cruises, even at higher salinities (Figure 2). Spearman's nonparametric test was used to evaluate the correlation between cell concentration and salinity for both PE and PC. PE was not correlated to salinity (Spearman's $\rho = 0.20$, $p > 0.05$) but PC was negatively correlated (Spearman's $\rho = -0.46$, $p < 0.0001$). To determine if there was a difference in abundance over time, a one-way analysis of variance (ANOVA) was used followed by Tukey's multiple range comparison test to assess the variation in abundance between the 3 cruises (Systat version 10). PE abundance during cruise 2 (28 July 2000) was significantly lower than cruises 1 and 3, 14 July and 8 August 2000 respectively ($n = 68$, $F = 42.15$, $p < 0.05$). PC abundance increased throughout the 3 cruises, however only abundances from cruise 1 were significantly lower than those from the other cruises ($n = 68$, $F = 22.53$, $p < 0.05$).

2.5.2 Abundance of picophytoplankton in Zones 1 and 2 (summer 2001)

For the June cruise, the ratio of PE:TPICO increased sharply from Zone 1 to Zone 2, but this increase was less evident for the July cruise, as the abundance of PE dropped between the two cruises (Figure 3). This decrease in abundance over time was not observed for PC, instead a slight increase occurred. The increase in the PE:TPICO ratio and PE abundance corresponded to the increase in salinity and turbidity between Zones 1 and 2. The total picophytoplankton cell concentration during June averaged $6.3 \times 10^5 \cdot \text{L}^{-1}$ in the freshwater Zone 1 and dropped to $4.9 \times 10^5 \cdot \text{L}^{-1}$ in the MTZ (Zone 2). This decrease in picophytoplankton was also observed in July, with concentrations dropping from 7.8×10^5 to $2.6 \times 10^5 \cdot \text{L}^{-1}$, respectively for Zones 1 and 2.

2.5.3 Vertical distribution

For the summer 2000 data set, a one-way ANOVA revealed that PE cells were homogeneously distributed throughout the stratified water column ($n = 20$, $F = 1.02$, $p > 0.05$) while PC cells were more abundant at the surface than at the bottom ($n = 20$, $F = 13.26$, $p < 0.01$). There was no significant variation in abundance of PE nor PC between surface, mid-column and bottom samples for the summer 2001 samples, presumably due to the high mixing rates during the spring tides and near absence of stratification.

2.5.4 Chemical data

The TN:TP ratio decreased sharply across Zones 1 and 2 (Table I). For the June cruise, the average ratio was 50.9 ± 7.8 in Zone 1 and dropped to 11.6 ± 6.7 in Zone 2. There was recurrence of this drop during the July cruise, with values of 42.8 ± 6.7 and 10.6 ± 4.1 for Zones 1 and 2 respectively. This sharp decrease in the ratio was attributed

to the increase in TP in Zone 2 relative to the increase in TN (Figure 4). TP increased approximately 15 fold across Zones 1 and 2 while TN increased by less than 3 fold.

2.5.5 Protist community

Preliminary results of microscopic counts show a net increase in the abundance of organisms from June to July 2001 (Table III). The 3-20 μm category of autotrophs increased two fold while the 20-200 μm category increased ten fold. A two fold increase in the 3-20 μm category of heterotrophs was observed, while the ciliates demonstrated a five fold increase.

2.5.6 Physical data

Turbidity, as indicated by seston concentrations, of the surface and bottom waters in Zone 2 varied greatly as shown by the high standard deviation (SD) (Figure 3), with bottom samples consistently more turbid (Table I). Inorganic matter accounted for much of the turbidity in Zone 2. For example, the ratios of inorganic to organic matter at low tide were of 6.3 ± 2.2 and 12.6 ± 6.8 for June and July 2001 respectively. Salinity in Zone 2 increased with tidal regime from low to high tide, whereas seston peaked during the low and intermediate tides, decreasing with increasing salinity. These observations are consistent with previous reports of the St. Lawrence MTZ (Kranck 1978; Vincent *et al.* 1994). Temperature increased slightly from June to July (Table I) but this increase was not significant (ANOVA, $n = 30$, $F = 0.95$, $p > 0.05$). Temperature and salinity were strongly negatively correlated (Pearson $r = -0.97$).

The underwater light climate varied markedly between Zones 1 and 2 (Figure 5; Table I). The K_d values as well as the depth to which 1% of the surface irradiance

penetrated ($Z_{1\%}$) differed substantially between the zones, consistent with the observed turbidity. The strongest light attenuation occurred during the low, ebbing and flooding tides of Zone 2 (Figure 5). The euphotic depth (1% PAR) extended to 4.5 m in Zone 1 but decreased to 0.5 m in Zone 2, approximately a 90 % decrease in penetration. In Zone 2, less than 2.7 % of the water column was in the euphotic zone during low, ebbing and flooding tides. As with PAR, 1 % penetration depth decreased by 83 % for UVA and UVB from Zone 1 to 2 (Figure 5).

2.5.7 Regression analysis

2.5.7.1 PE cells

The independent variables entered into the final model after the forward stepwise selection were zone, date, turbidity and the turbidity * zone interaction (Table II). The final regression model explained 76.4 % of the variance in PE abundance. Zone was the best predictor of PE abundance in the MTZ, explaining 48.7 % of the variance explained by the model. Date was next, explaining 24.6 % of the variance while turbidity and the turbidity * zone interaction explained each 1.5 % of the variance. Both salinity and turbidity varied markedly between zones (Figure 3), however only turbidity was retained as explaining the variation in PE abundance.

The interaction between zone and turbidity was retained and significant. The slope between PE abundance and turbidity was more significant in Zone 1 than in Zone 2, yet the relation was significant in both zones even if these relations were very weak. The weaker slope in Zone 2 was not all surprising, considering the variation in the values of turbidity and PE in Zone 2 (Figure 3). A simple regression between seston, as an index of

turbidity, and PE demonstrated the strong positive relationship between these variables ($n = 106$, $R^2 = 0.53$, $p < 0.0001$) (Figure 6). Closer inspection of the data revealed a bimodal distribution of the seston data due to the variation between zones. However, PE was still positively correlated with seston when the zones were considered separately, although the total variance explained was much reduced : Zone 1 ($n = 53$, $R^2 = 0.16$, $p = 0.003$) and in Zone 2 ($n = 53$, $R^2 = 0.09$, $p < 0.05$).

Date was retained as having an effect on abundance. This coincides with the observed decrease in PE abundance from June to July 2001.

2.5.7.2 PC cells

The significant independent variables entered into the final model predicting PC abundance in the MTZ were salinity, turbidity, zone, depth, salinity * date interaction, turbidity * zone interaction and turbidity * date interaction (Table II). The final model explained 81.9 % of the variation in PC abundance with salinity being the best predictor, explaining 62.2% of the variance explained by the model. Seston was next explaining 7.2%, the interaction salinity * date explained 3.1% while zone and depth each explained 2.6% of the variance. The other variables retained explained less than 2.3% of the model, see Table II. The dummy variable depth retained represented the difference between surface and bottom abundance. The abundance varied between these two depths with higher abundances on the surface. Contrary to the model predicting PE abundance where zone and seston played a critical role, salinity was the best predictor of PC abundance in the MTZ.

The interaction between salinity and date was retained and significant. The relations between PC and salinity were highly negative and significant for the June and July cruises ($R^2 = 0.55$, $p < 0.0001$ and $R^2 = 0.69$, $p < 0.0001$ respectively). The more significant relation during the July cruise perhaps had a stronger effect in explaining the variation in PC abundance.

The interaction between turbidity and date was significant. The slope between PC and turbidity was negative for both cruises, yet only significant during the July cruise ($R^2 = 0.20$, $p < 0.001$). It thus appeared that the effect of turbidity was more important on PC abundance during this cruise.

The interaction between turbidity and zone was also significant. Closer analysis revealed that PC had a weak but significant negative relation with turbidity in Zone 1 ($R^2 = 0.12$, $p < 0.05$) and a weakly significant, positive relation in Zone 2 ($R^2 = 0.12$, $p < 0.01$). This difference in relations amongst zones between PC and seston is discussed later.

2.6 Discussion

These results show the strong dominance of the picophytoplankton by PC cells across the St. Lawrence MTZ, with a sharp increase in the importance of PE cells in Zone 2. This is consistent with the general pattern of PC dominance in many freshwater systems and PE dominance in offshore marine systems. This may represent fundamental differences in the genotypes found in each type of aquatic biome. Our study shows that the pigment structure varies greatly between the freshwater zone and the MTZ of the St.

Lawrence River and involves the interplay between light and salinity as a density controlling factor.

2.6.1 Factors controlling PE cells

2.6.1.1 Zone

PE cells were strongly associated with turbidity across the MTZ (Figure 6). The variable zone was retained as the most important factor explaining the variation in PE cell abundance. The zones were differentiated by sharp contrasts in light climate, salinity and nutrients. The combination of these factors differentiating the zones seem to outweigh the individual effects of either salinity or turbidity. The effect of zone explained 48.7% of the variance explained by the model (Table II).

2.6.1.2 Turbidity

Turbidity and not salinity showed a tight relationship with the variation in PE abundance between Zones 1 and 2. The MTZ is characterized by its high variability and dynamic nature, with large fluctuations in its physical and chemical state, but more specifically it features dramatic changes in the light climate (Table I). Organisms entering Zone 2 encountered a 90 % decrease in the 1 % penetration depth of PAR and a 83 % decrease in the 1 % penetration depth of UVA and UVB (Figure 5). The increased PE cell abundance with higher turbidity is consistent with findings of PE being more efficient than PC in low light climates. The underwater light regime is likely to be a decisive factor in influencing the PE:TPICO ratio (Bertrand and Vincent 1994).

At low levels of underwater irradiance, the importance of PE cells in the picophytoplankton community observed in Zone 2 could reflect a shift in the community

composition or a community undergoing physiological adaptations. The genus *Synechococcus* is known to be polyphyletic and is likely to contain considerable biodiversity (Lovejoy 1999). We may thus be observing a selection for the marine low light species. On the other hand, Ohki and Fujita (1992) associated increases in the phycoerythrin to phycocyanin ratio in low light conditions to an expansion of the phycoerythrin pigment. Certain phycoerythrin-producing picophytoplankton can modulate the synthesis of this phycobiliprotein and phycocyanin in response to light quality, also known as chromatic adaptation (Tandeau de Marsac 1977). This implies that physiological adaptations of the picocyanobacteria could also be responsible for the observed increase in the PE:TPICO in Zone 2.

2.6.1.3 Temporal

Date had a surprisingly strong impact on the abundance of PE, with a sharp decrease in abundance from June to July 2001 and a generally smaller percentage of total picophytoplankton within the same period. Bertrand and Vincent (1994) also noted this increase in phycocyanin-rich cells over the summer, with a decrease in phycoerythrin-rich cells. Natural seasonal fluctuations may explain the observed decrease in PE cells in the MTZ. Water temperature is not likely to have had a strong influence on the PE cell abundance since an increase of only 1.5 °C was observed between the two cruises. Several authors have reported that phycoerythrin-dominated communities persist throughout the seasons, despite large fluctuations in ambient water temperature (Fahnenstiel and Carrick 1992, and references therein).

2.6.1.4 Grazing

Biotic factors such as grazing may be responsible for the decrease in total picophytoplankton abundance across the MTZ (see below). Grazing can hardly explain the sharper drop in abundance of PE cells from June to July 2001 relative to the whole picophytoplankton community, even if an increase of grazers was observed (Table III). This would imply selective grazing of PE cells over PC cells, which seems highly unlikely. In fact, grazing pressures are documented to be high in Zone 2 (Lovejoy *et al.* 1993; Frenette *et al.* 1995), where we observed an increase in PE cells. The dim light conditions of Zone 2 may favour the faster growing PE cells which may be better adapted than PC cells. Hence, the PE cells may be capable of keeping pace with the grazers.

2.6.1.5 Salinity

Contrary to expectation, PE cell concentrations were not correlated with salinity. This is consistent with the findings of Ray *et al.* (1989) in Chesapeake Bay. An increase in PE cells with increasing salinity could have been observed due to the saline genotypes. Instead, our results show that the PE cells present in Zone 2 were favoured by the high turbidity rather than increasing salinity.

2.6.1.6 Nutrients

Several authors have observed that PE cells dominated in offshore, oligotrophic saline waters (e.g. Stockner and Antia 1986, references therein) while in more nutrient-rich coastal waters, phycocyanin-rich cells were the most abundant (e.g. Hall and Vincent 1990, references therein). However this pattern did not seem to operate in the St. Lawrence MTZ. Instead, we observed an increase in the PE cells with the higher nutrient

conditions of Zone 2. We suggest that light climate rather than the trophic state prevail in controlling PE abundance in the MTZ. Pick (1991) also suggested that spectral quality may be the key factor controlling the outcome of competition among the various pigment types of picophytoplankton. Contrary to our results, she found PE abundance to be negatively correlated with light attenuation, which could be explained by differences in the light quality of the system. The light environment in the estuarine MTZ is strongly affected by the amount of resuspended inorganic matter, which explains much of the turbidity as opposed to lakes where the light climate is largely affected by organic particles or dissolved organic matter.

2.6.1.7 Depth

PE cells were homogeneously distributed throughout the water column, even under stratified conditions where the bottom waters were more saline, consistent with the findings of Ray *et al.* (1989). This underlines PE's tolerance for low light and perhaps not its affinity for the saline waters in the MTZ. In contrast, PC was more abundance in the less saline surface waters.

2.6.2 Factors controlling PC cells

2.6.2.1 Salinity

The decrease in PC cell abundance was mostly explained by the increase in salinity in the MTZ. Regression analysis revealed that 62.2% of the variation in PC cell abundance was explained by salinity (Table II). These findings are consistent with those of Ray *et al.* (1989) who found that PC cells were negatively correlated with salinity in Chesapeake Bay. In addition, these authors found that PC cells dominated over PE cells

in the temperate estuary by a factor of 8. Their results support the higher PC concentrations relative to PE observed across the MTZ during our study. PC cells seem therefore somewhat tolerant of increasing salinity. Other factors such as grazing could also explain the gradual decrease in PC across the MTZ, in concert with increasing salinity. This issue is discussed in detail below.

2.6.2.2 Turbidity

Turbidity explained, though weakly, some of the variation in PC abundance in the MTZ. In Zone 1, the interaction turbidity * zone was significant in explaining the decrease in PC with an increase in turbidity, indicative of PC cells being less efficient in low light conditions. However, this association no longer held in Zone 2. In this zone, PC was most abundant in conditions of high turbidity and low salinity (Figure 3). It should be noted that as salinity increased in Zone 2, PC and turbidity decreased. The influence of salinity on PC cells thus seemed to have a greater impact than turbidity in Zone 2.

2.6.2.3 Depth

PC cells were more abundant at the surface than at the bottom during stratified conditions in the MTZ. This may illustrate PC cells' preference for higher light conditions in addition to being adversely affected by the deeper, more saline waters of the MTZ. This is consistent with the findings of Affronti and Marshall (1993) who found phycocyanin-enriched cells dominating surface waters and phycoerythrin-enriched cells dominating bottom waters. These authors also attributed this to phycocyanin-rich cells' greater efficiency at higher light intensities. In addition, their data suggested a more stable picophytoplankton population in the more saline waters entering Chesapeake Bay,

where phycoerythrin-enriched cells appeared more tolerant of colder temperatures compared to phycocyanin-rich cells which were more common in freshwaters.

2.6.2.4 Temporal

Our results showed a slight increase in PC cell abundance over time within the summer seasons of 2000 and 2001. This is consistent with the study of Bertrand and Vincent (1994) who also observed an increase in PC cell abundance and a decrease in PE cells over the summer seasons in the St. Lawrence MTZ. The increase in PC dominance over the summer may be explained by the increasing water temperature, but the decrease in PE cells remains unexplained as these can apparently dominate over a wide range of temperatures (Fahnenstiel and Carrick 1997).

2.6.3 Factors controlling total picophytoplankton abundance

2.6.3.1 Light, salinity and nutrients

The productivity of Zone 2 has been attributed to the high nutrient concentrations found in these waters (e.g. Vincent and Dodson 1999, references therein). Nutrient inputs from the tributaries and adjacent intertidal marshes, the high mixing rates as well as the intense resuspension of bottom sediments could all be responsible for these high concentrations. With respect to high nutrient conditions, several authors have observed an increase in *Synechococcus* sp. abundance with fertilization experiments and have identified nutrient concentrations as a key factor affecting picophytoplankton abundance (Stockner 1991, references therein). Despite these findings, trophic state has not proven to be an effective indicator of picophytoplankton concentrations in freshwater systems

(Takamura and Nojiri 1994; Carrick and Schelske 1997) and in marine environments (Stockner and Antia 1986).

In the St. Lawrence MTZ, we propose that the underwater light regime plays a major role in affecting TPICO abundance, followed by salinity and nutrient concentrations. This is consistent with Pick's (1991) conclusion who found that light attenuation played a crucial role in influencing TPICO concentration across lakes of diverse trophic states. Takamura and Nojiri (1994) suggested that picophytoplankton are influenced by the TN:TP ratio rather than trophic state. In fact, other accounts have also stressed the importance of high TN:TP ratios ($> 25:1$) in controlling picophytoplankton concentrations in lakes (Stockner and Shortreed 1988; Stockner *et al.* 2000, references therein). However, our study does not convincingly support these conclusions and rather suggests a differential impact of TN:TP over the picophytoplankton community in given light and salinity conditions. For instance, the TN:TP ratio in Zone 1 (average 50.9 ± 7.8 and 42.8 ± 6.7 , for June and July respectively) dropped by a factor of 4.5 in Zone 2 (average 11.6 ± 6.7 and 10.6 ± 4.1 , for June and July respectively) and can be associated with the observed decrease in PC cell abundance across the MTZ. In contrast, the increased PE cell concentration in Zone 2 is inconsistent with this theory. The important drop in the TN:TP ratio appears to be due to the high increase in TP relative to TN across Zones 1 and 2 (Figure 4). Interestingly, data from field and laboratory have demonstrated that picophytoplankton are seldom phosphorus limited, but showed that nitrogen depletion is a key factor affecting their abundance (Stockner *et al.* 2000, and references therein). Phycoerythrin in *Synechococcus* sp. cells has been shown to serve two

functionally distinct roles: as a defined nitrogen reserve and as a light harvester for photosynthesis (Wyman *et al.* 1985). This role as a nitrogen reserve may explain the PE cells' capacity to increase in Zone 2, despite the decrease in TN relative to TP. The decreased nitrogen availability in Zone 2 may increase the advantage of phycoerythrin-rich phycobilisomes as a nitrogen storage strategy.

Other abiotic factors in addition to nutrients, light and salinity may be influencing the picophytoplankton, but have not been addressed in this study. For instance, the sharp physico-chemical gradients the community confronts in the St. Lawrence MTZ may induce mortality due to the physiological stress inflicted by the sharp environmental changes. Another factor not covered in this study is the effect of high mixing rates on the picophytoplankton community. According to Paerl (2000), turbulent conditions may indeed adversely affect cyanobacteria. High mixing rates may therefore be an additional explanation for the decrease in total picophytoplankton abundance across the MTZ.

2.6.3.2 Grazing

Protozoan grazing of picophytoplankton has been suggested by several authors as an important biotic control mechanism (e.g. Wehr 1991; Stockner and Antia 1986). Stockner *et al.* (2000) have reviewed the literature on picophytoplankton predators. Ciliates (15-200 μm) and heterotrophic and mixotrophic nanoflagellates appear to be the most important grazers. Rotifers, nauplii and copepodites can also have an impact on the picophytoplankton community by direct or indirect grazing (i.e. preying on picophytoplankton predators). Studies in the St. Lawrence MTZ have identified a diverse protozoan community (Lovejoy *et al.* 1993; Frenette *et al.* 1995) and Bertrand and

Vincent (1994) have suggested that grazing is potentially a major factor in controlling the picophytoplankton abundance in Zone 2. Frenette *et al.* (1995) showed that retention mechanisms in this zone increase the residence time of zooplankton and large cells, including picophytoplankton grazers such as flagellates and ciliates. Indeed, the MTZ zooplankton is dominated by potential picophytoplankton grazers such as nauplii, copepodites and copepods (G. Winkler *et al.*, unpublished data). The TPICO concentration decreased across Zones 1 and 2, perhaps indicative of increased grazing pressures. The increased growth efficiency of the PE cells in the low light climate of Zone 2 may have allowed this component of the community to keep up with grazing. The decrease in TPICO concentration between June and July 2001 is likely to be explained by predation, as preliminary microscope results show a simultaneous increase in the heterotrophic and ciliate community (Table III).

2.6.4 Summary

Our conceptual model (Figure 7) summarizes the results of this study. We observed a sharp increase in PE cells in Zone 2 and a gradual decrease in PC cell abundance across the MTZ. PE cells are strongly correlated with the low light climate of Zone 2, indicative of their high growth efficiencies in such conditions. No correlation was found between PE cells and salinity. PC cells, on the other hand, were negatively correlated with salinity and decreased across Zones 1 and 2. Grazing pressures could also account for the observed decrease in PC cell abundance in Zone 2. The higher growth efficiency of PE cells in Zone 2 could allow these cells to keep pace with grazing. The decrease in TN:TP ratios across Zones 1 and 2 could partially explain the decrease in PC

cell concentration. Perhaps PE cells were not affected by the decrease in relative TN availability because of the advantage of phycoerythrin serving as a nitrogen reserve. This model helps to visualize the impacts of the sharp physical and chemical gradients on the picophytoplankton community structure.

This study underlines the dynamic character of estuarine maximum turbidity zones. Intense, persistent and short-term changes do occur in the pigment structure of the picophytoplankton community when it is faced with the sharp turbidity, salinity and nutrient gradients. PE and PC cells respond differently to these controlling factors. Picophytoplankton constitute an important part of primary production in aquatic ecosystems and researchers should now consider the simultaneous impacts of light, salinity and nutrients on the picophytoplankton community structure in estuarine systems.

2.7 Acknowledgements

This research is a contribution to the programme of GIROQ (Groupe Interuniversitaire de Recherches Océanographiques du Québec). We thank Ladd Johnson and Connie Lovejoy for assistance and support at various stages of the project. We also thank Hugues Boulanger, Julie Harnois, Brigitte Laberge, Marie-Audrey Livernoche, Carl Martin, Sébastien Roy and Gesche Winkler for their help in the field and in the laboratory. In addition, we wish to thank Raphaël Proulx and Andrea Bertolo for the helpful discussions on statistics and finally Christian Salesse for the use of his microscope. This study was sponsored by NSERC strategic operating grant to J.-J.F. and W.F.V. and a FCAR (Québec) post-graduate fellowship to C.B.

2.8 References

- Affronti, L.F.Jr. and Marshall, H.G. 1993. Diel abundance and productivity patterns of autotrophic picoplankton in the lower Chesapeake Bay . *J. Plankton Res.*, **15**, 1-8.
- Andreoli, C., Tolomio, C., Tognetto, L., Moro, I., Scarabel, L., and Masiero, L. 1997. Phytoplankton and chemico-physical composition of the Caleri Lagoon (North Adriatic Sea) during 1991. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **119**, 95-117.
- Bertrand, N. and Vincent, W.F. 1994. Structure and dynamics of photosynthetic picoplankton across the saltwater transition zone of the St. Lawrence River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 161-171.
- Caron, D., Pick, F.R., and Lean, D.R. 1985. Chroococcoid cyanobacteria in lake Ontario: vertical and seasonal distribution during 1982. *J. Phycol.*, **21**, 171-175.
- Carrick, H. and Schelske, C.L. 1997. Have we overlooked the importance of small phytoplankton in productive waters? *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1613-1621.
- d'Anglejan, B. and Ingram, R.G. 1984. Near bottom variations of turbidity in the St. Lawrence estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Sc.*, **19**, 655-672.
- Fahnenstiel, G.L. and Carrick, H. 1992. Phototrophic picoplankton in lakes Huron and Michigan: abundance, distribution, composition and contribution to biomass and production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 379-388.
- Fahnenstiel, G.L., Sicko-Goad, L., Scavia, D., and Stoermer, E.F. 1986. Importance of picoplankton in Lake Superior . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 235-240.

- Frenette, J.-J., Vincent, W.F., Dodson, J.J., and Lovejoy, C. 1995. Size-dependent variations in phytoplankton and protozoan community structure across the St. Lawrence River transition region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 99-110.
- Geyer, W.R. 1993. The importance of suppression of turbulence by stratification on the estuarine turbidity maximum. *Estuaries*, **16**, 113-125.
- Glover, H.E., Keller, M.D., and Spinrad, R.W. 1987. The effects of light quality and intensity on photosynthesis and growth of marine eukaryotic and prokaryotic phytoplankton clones. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **105**, 137-159.
- Hall, J.A. and Vincent, W.F. 1990. Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system. *Mar. Biol.*, **106**, 465-471.
- Kirk, J. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, 1994.
- Kranck, K. 1979. Dynamics and distribution of suspended particulate matter in the St. Lawrence estuary. *Naturaliste canadien*, **106**, 163-173.
- Lopez-Garcia, P.R.-V.F., Pedros-Alio, C., and Moreira, D. 2001. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature*, **409**, 603-607.
- Lovejoy, C. 1999. *Remarques sur le picoplancton. Guide d'identification du phytoplancton marin de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires*. Les presses scientifiques du CNRC-NRC, pp. 371-378.
- Lovejoy, C., Vincent, W.F., Frenette, J.-J., and Dodson, J.J. 1993. Microbial gradients in a turbid estuary: applications of a new method for protozoan community analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1295-1303.

- Lucotte,M. and d'Anglejan,B. 1986. Seasonal control of the Saint-Lawrence Maximum Turbidity zone by tidal-flat sedimentation. *Estuaries*, **9**, 84-94.
- Ohki,K. and Fujita,Y. 1992. Photoregulation of phycobilisome structure during complementary chromatic adaptation in the marine cyanophyte *Phormidium* sp. C86. *J. Phycol.*, **28**, 803-808.
- Paerl,H. 2000. Marine Plankton. In Whitton,B. and Potts,M. (ed.), *The Ecology of Cyanobacteria: their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 121-194.
- Pick,F.R. 1991. The abundance and composition of freshwater picocyanobacteria in relation to light penetration. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 1457-1462.
- Pocklington,R. and Tan,F. 1987. Seasonal and annual variations in the organic matter contributed by the St. Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **51**, 2579-2586.
- Ray,R., Haas,L., and Sieracki,M. 1989. Autotrophic picoplankton dynamics in a Chesapeake Bay sub-estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52**, 273-285.
- Silverberg,N. and Sundby,B. 1979. Observations in the turbidity maximum of the St. Lawrence estuary. *Can. J. Earth Sci.*, **16**, 939-950.
- Stockner,J., Callieri,C., and Cronberg,G. 2000. Picoplankton and Other Non-Blooming Cyanobacteria in Lakes. In Whitton,B. and Potts,M. (ed.), *The Ecology of Cyanobacteria: their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 195-231.

- Stockner,J.G. 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **76**, 483-492.
- Stockner,J. and Antia,N. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2472-2503.
- Stockner,J.G. and Shortreed,K.S. 1988. Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen : phosphorus ratios in a lake fertilization experiment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1348-1361.
- Takamura,N. and Nojiri,Y. 1994. Picophytoplankton biomass in relation to lake trophic state and the TN:TP ratio of lake water in Japan. *J. Phycol.*, **30**, 439-444.
- Tandeau de Marsac,N. 1977. Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria. *J. Bacteriol.*, **130**, 82-91.
- Tsuiji,T. and Yanagita,T. 1981. Improved fluorescent microscopy for measuring the standing stock of phytoplankton including fragile components. *Mar. Biol.*, **64**, 207-211.
- Vincent,W.F., Castenholz,R.W., Downes,M.T., and Howard-Williams,C. 1993. Antarctic cyanobacteria: light, nutrients, and photosynthesis in the microbial mat environment. *J. Phycol.*, **29**, 745-755.
- Vincent,W.F., Bertrand,N., and Frenette,J.-J. 1994. Photoadaptation to intermittent light across the St. Lawrence estuary freshwater-saltwater transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **110**, 283-292.
- Vincent,W.F. and Dodson,J.J. 1999. The St. Lawrence River, Canada-USA: the need for an ecosystem-level understanding of large rivers. *Jpn. J. Limnol.*, **60**, 29-50.

- Vörös,L., Callieri,C., Balogh,K.V., and Bertonni,R. 1998. Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range. *Hydrobiol.*, **369/370**, 117-125.
- Wehr,J. 1991. Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton and size structure in phytoplankton communities. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **76**, 643-656.
- Wyman,M. and Fay,P. 1986*a*. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) I. The influence of light quantity. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **227**, 367-380.
- Wyman,M. and Fay,P. 1986*b*. Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) II. The influence of light quality. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **227**, 381-393.
- Wyman,M., Gregory,R., and Carr,N. 1985. Novel role of phycoerythrin in the marine cyanobacterium *Synechococcus* strain DC2. *Science*, N.Y., **230**, 818-820.

2.9 Table titles

Table I : Physical and chemical data for the cruises 1 and 2 (June and July 2001 respectively). Each value is the mean (\pm SD). Tidal state: M = mean of all tides, L = low, F = flood, E = ebb, H = high; Depth: S = surface, M = mid-column, B = bottom.

Table II : Multiple regression models predicting PE and PC abundance across the St. Lawrence MTZ. Only the variables retained in the stepwise forward selection are in the table. A) Model using PE; B) Model using PC. SE = standard error; sr_i^2 = squared semi-partial correlation coefficients.

Table III : Microbial food web components across the St. Lawrence MTZ. Samples were taken at the surface during low tide. Means are presented plus or minus the standard error, in units of $10^5 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$.

2.10 List of figures

Fig. 1 : Estuarine maximum turbidity zone (MTZ) of the St. Lawrence River, Québec. Summer 2000: stations are indicated by a letter representing the channel (N=north, S=south, M=middle) followed by numbers indicating the salinity (0, 0-1, 1-3, 3-5, 5+ psu). Summer 2001: ▲ = fixed stations

Fig. 2 : Stacked PE and PC picophytoplankton densities as a function of the stations in the St. Lawrence MTZ (summer 2000). Each bar segment represents the abundance during that specific date. Note the 10 fold difference in scales between the two graphs.

Fig. 3 : Changes in PE abundance and their relative contribution to the total picophytoplankton community across the MTZ. Each value is the mean with standard deviation. 1= Zone 1, 2 = Zone 2, L= low, I = intermediate, H = high, F = flooding and E = ebbing tides.

Fig. 4 : Total phosphorus (TP) and total nitrogen (TN) concentrations across the MTZ. Each value is the mean with standard deviation. Note the higher relative increase of TP compared to TN. See Figure 3 caption for coding of the x-axis.

Fig. 5 : The depth to which 1% of the surface irradiance penetrates ($Z_{1\%}$) across the MTZ for 320 nm, 340 nm and PAR (400-700 nm). See Figure 3 caption for coding of the x-axis.

Fig. 6 : The log of PE abundance as a function of the log seston across the MTZ.

Fig. 7 : Conceptual model of the environmental variables and the picophytoplankton community in the St. Lawrence MTZ. The shading represents underwater irradiance where shading intensity increases with decreasing light penetration.

PE =; PC = ——— ; TN:TP = — — .

Table 1 : Physical and chemical data for the cruises 1 and 2 (June and July 2001 respectively). Each value is the mean (\pm SD). Tidal state: M = mean of all tides, L = low, F = flood, E = ebb, H = high; Depth: S = surface, M = mid-column, B = bottom.

Zone	Tidal state	Depth (m)	Temperature (°C)	Salinity (psu)	TN : TP molar	Seston (mg·L ⁻¹)	K _{d320} (m ⁻¹)	K _{d340} (m ⁻¹)	K _{dPAR} (m ⁻¹)
Cruise 1									
1	M	S	21.2 (0.1)	0.1 (0.0)	53.5	8.8 (4.5)	8.56	7.14	1.19
		M	21.2 (0.1)	0.1 (0.0)	51.7	2.7 (2.0)	-	-	-
		B	21.2 (0.1)	0.1 (0.0)	46.5	3.1 (2.4)	-	-	-
2	L	S	21.8 (0.2)	0.3 (0.1)	10.2	91.5 (34.6)	22.14	24.84	8.245
		M	21.7 (0.1)	0.4 (0.1)	7.0	314.3 (112.7)	-	-	-
		B	21.8 (0.2)	0.4 (0.1)	6.6	457.4 (116.6)	-	-	-
	F	S	20.8 (0.0)	1.8 (0.1)	7.8	245.8 (n/a)	48.93	47.05	9.21
		M	20.2 (0.1)	2.7 (0.1)	6.7	293.1 (n/a)	-	-	-
		B	20.0 (0.2)	3.1 (0.3)	7.6	196.1 (n/a)	-	-	-
	E	S	19.2 (0.2)	4.7 (0.5)	24.3	38.4 (n/a)	19.53	19.64	6.27
		M	19.2 (0.3)	4.6 (0.6)	18.2	53.1 (n/a)	-	-	-
		B	19.0 (0.2)	4.8 (0.4)	13.9	83.0 (n/a)	-	-	-
	H	S	18.3 (0.3)	6.2 (0.6)	17.6	23.6 (n/a)	11.58	9.05	1.79
		M	17.2 (0.1)	8.0 (0.2)	18.8	73.9 (n/a)	-	-	-
		B	16.8 (0.3)	8.6 (0.5)	9.9	97.6 (n/a)	-	-	-
Cruise 2									
1	M	S	22.6 (0.3)	0.1 (0.0)	45.7	7.7 (5.3)	-	-	-
		M	22.4 (0.3)	0.1 (0.0)	40.1	7.7 (4.6)	-	-	-
		B	22.5 (0.3)	0.1 (0.0)	42.7	8.8 (3.6)	-	-	-
2	L	S	21.9 (0.1)	0.4 (0.1)	9.6	137.0 (71.8)	-	-	-
		M	22.0 (0.1)	0.4 (0.0)	6.2	266.8 (55.0)	-	-	-
		B	22.0 (0.1)	0.4 (0.0)	6.8	365.7 (150.6)	-	-	-
	F	S	20.5 (0.2)	2.7 (0.5)	7.8	261.7 (n/a)	-	-	-
		M	20.1 (0.3)	3.5 (0.4)	8.1	232.6 (n/a)	-	-	-
		B	20.2 (0.4)	3.3 (0.6)	7.1	425.9 (n/a)	-	-	-
	E	S	19.8 (0.4)	4.4 (0.6)	16.3	57.4 (n/a)	-	-	-
		M	20.2 (0.5)	3.5 (0.9)	13.9	73.8 (n/a)	-	-	-
		B	19.2 (0.1)	5.5 (0.2)	12.8	72.8 (n/a)	-	-	-
	H	S	18.4 (0.2)	6.9 (0.4)	15.5	38.7 (0.6)	-	-	-
		M	18.3 (0.3)	7.1 (0.4)	13.8	66.1 (4.7)	-	-	-
		B	18.1 (0.2)	7.5 (0.4)	9.4	95.7 (47.7)	-	-	-

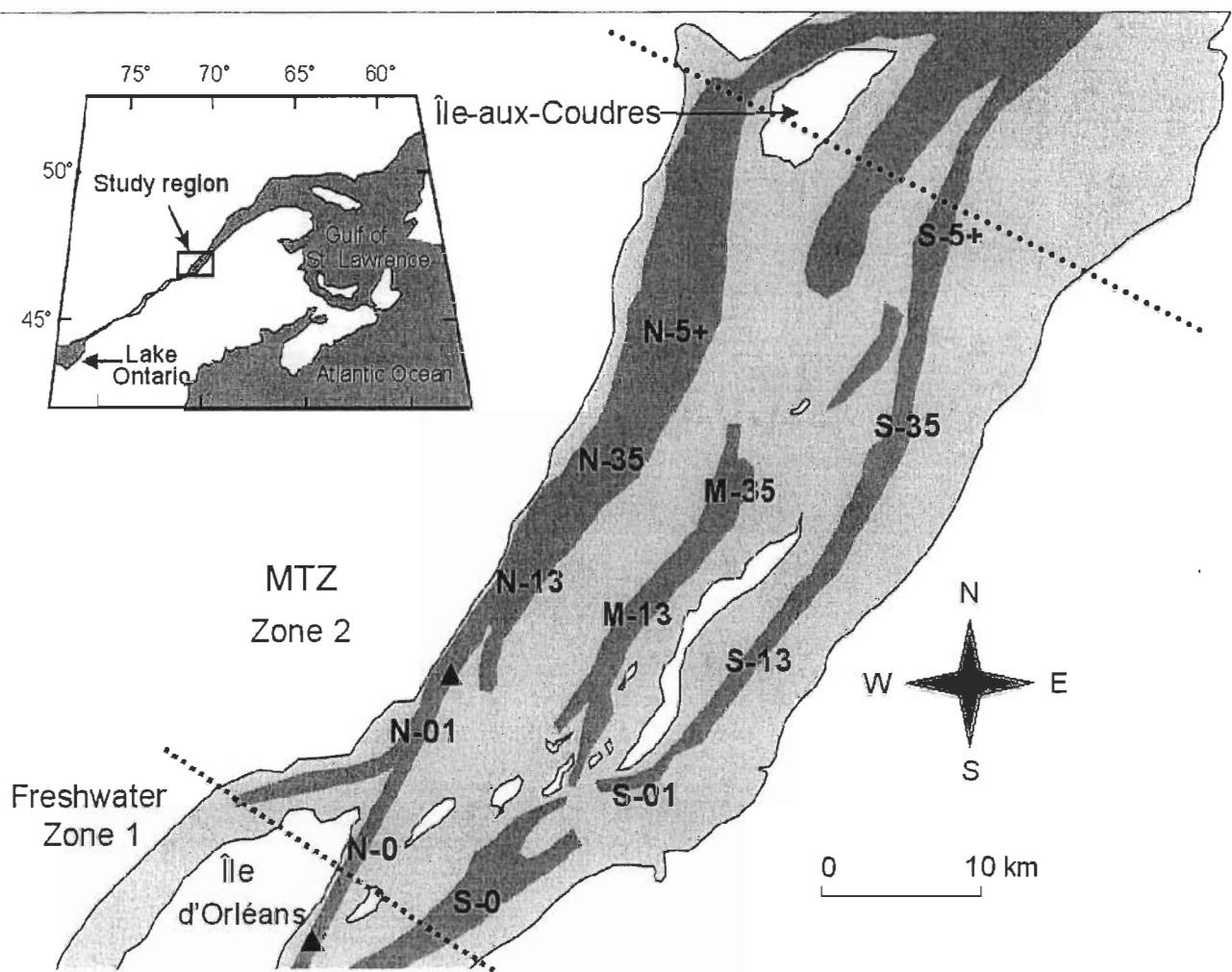
* n/a : SD not available because only two samples were taken

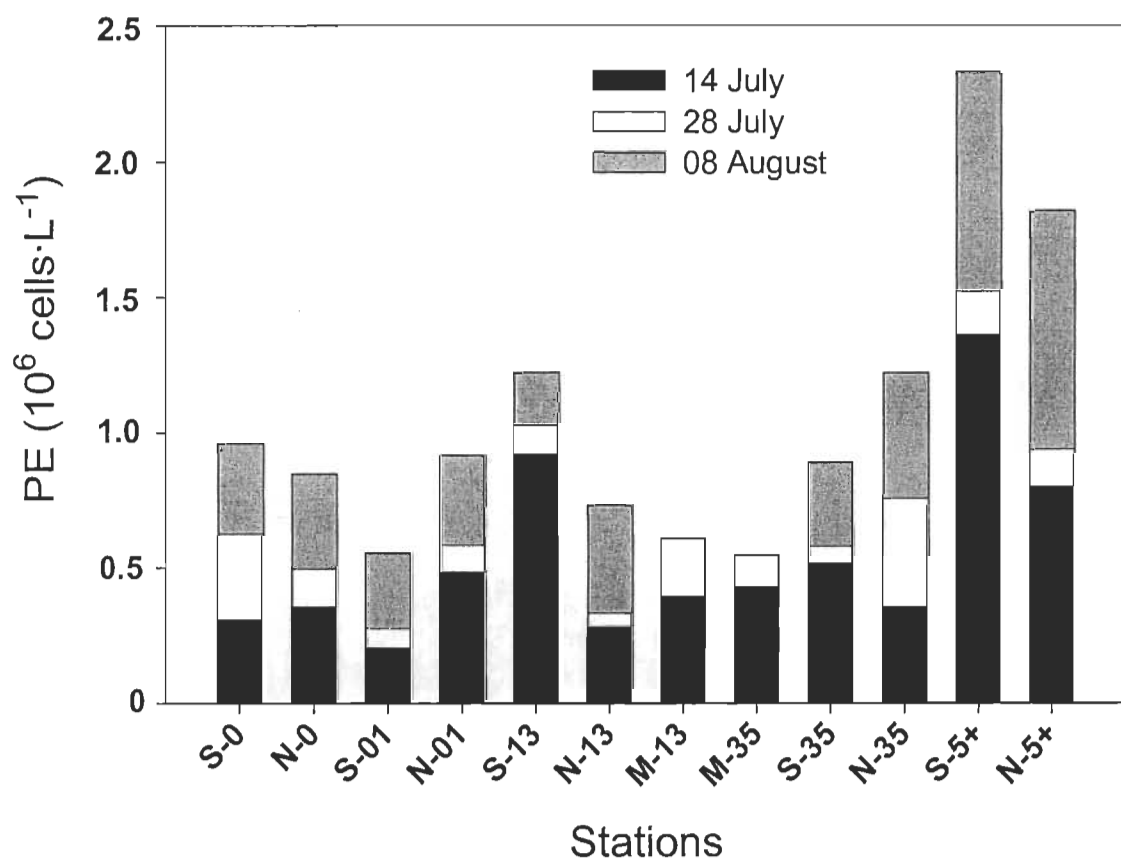
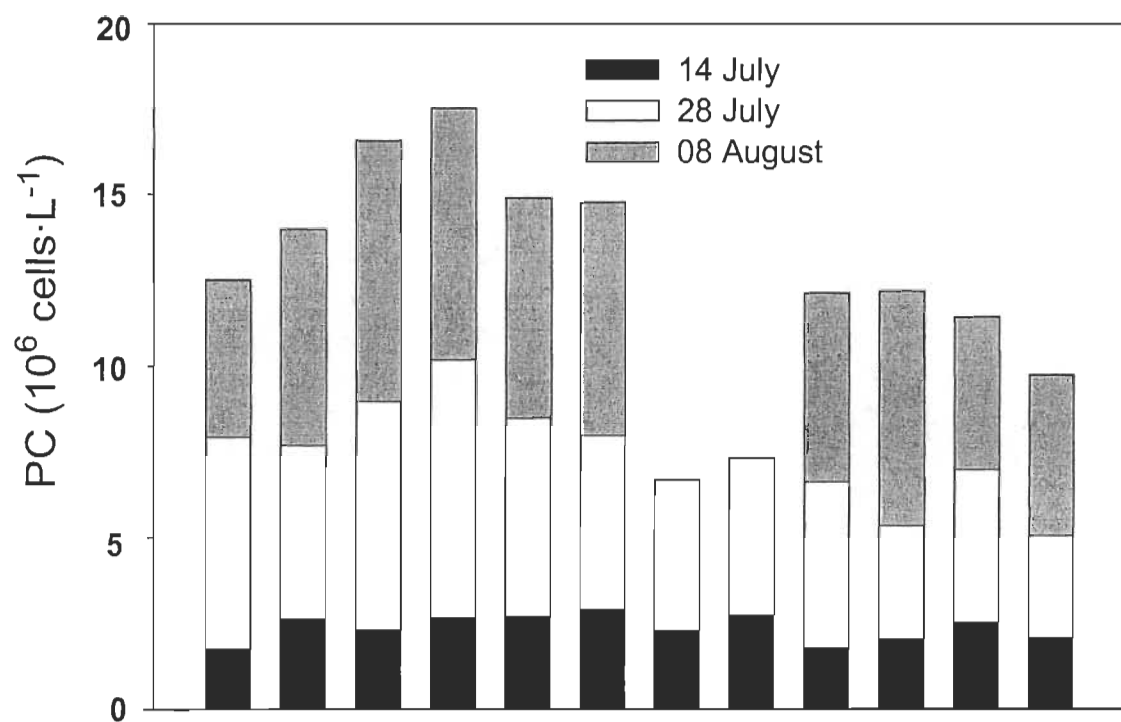
Table II: Multiple regression models predicting PE and PC abundance across the St. Lawrence MTZ. Only the variables retained in the stepwise forward selection are in the table. (a) Model using PE; (b) Model using PC. SE = standard error; sr_i^2 = squared semi-partial correlation coefficients.

(a)	$p > t$	SE	sr_i^2	F	R ² (%)	Adjusted R ² (%)
PE (cells • L ⁻¹) =	< 0.0001			83.25	76.38	75.46
-0.9471	<0.0001	0.1238				
-1.6691 * ZONE	< 0.0001	0.1897	0.4872			
1.0040 * DATE	< 0.0001	0.1071	0.2459			
0.0013 * TURBIDITY (mg • L ⁻¹)	0.0136	0.0005	0.0153			
0.0342 * TURBIDITY (mg • L ⁻¹) * ZONE	0.0112	0.0132	0.0153			
(b)	$p > t$	SE	sr_i^2	F	R ² (%)	Adjusted R ² (%)
PC (cells • L ⁻¹) =	< 0.0001			57.03	81.87	80.44
1.6722	<0.0001	0.1320				
-0.1740 * SALINITY (psu)	< 0.0001	0.0202	0.6222			
-0.0013 * TURBIDITY (mg • L ⁻¹)	0.0018	0.0004	0.0722			
0.0714 * SALINITY (psu) * DATE	0.0012	0.0214	0.0308			
0.5716 * ZONE	< 0.0001	0.1397	0.0261			
-0.2426 * DEPTH1 (m)	0.0002	0.0621	0.0261			
-0.0013 * TURBIDITY (mg • L ⁻¹) * ZONE	0.0024	0.0071	0.0228			
0.0013 * TURBIDITY (mg • L ⁻¹) * DATE	0.0032	0.0004	0.0164			
-0.1407 * DATE	0.0770	0.0788	0.0022			

Table III : Microbial food web components across the St. Lawrence MTZ. Samples were taken at the surface during low tide. Means are presented plus or minus the standard error, in units of 10^5 cells \cdot L⁻¹.

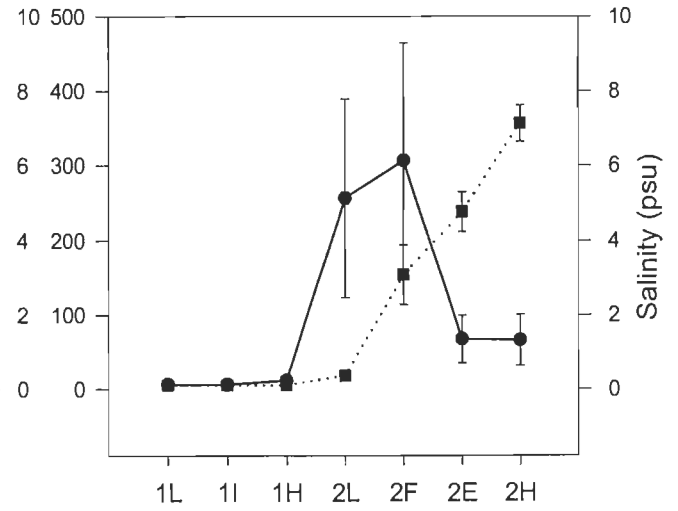
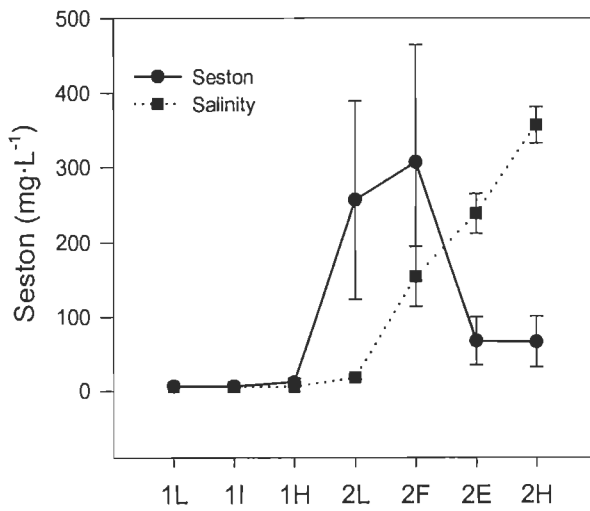
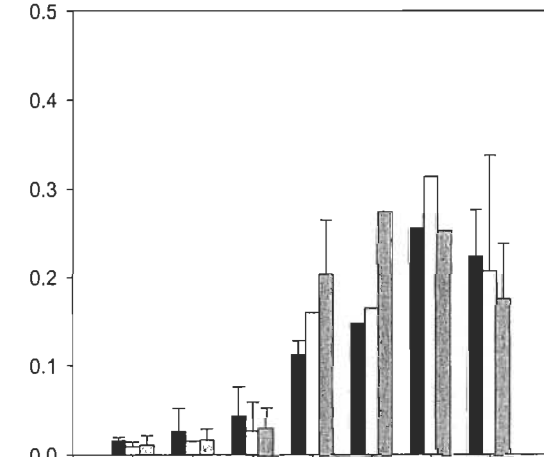
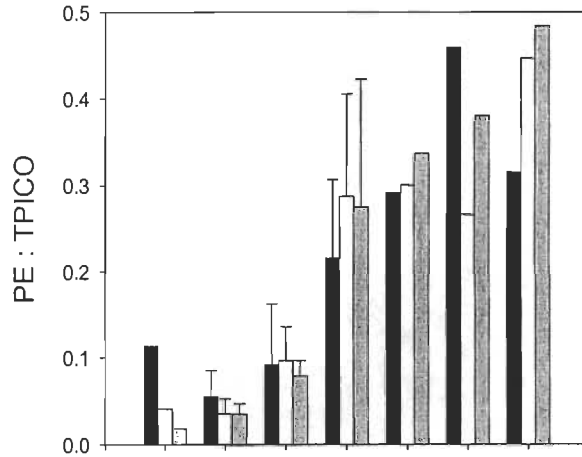
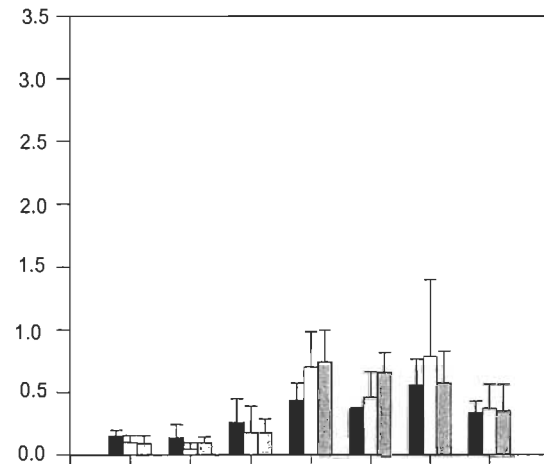
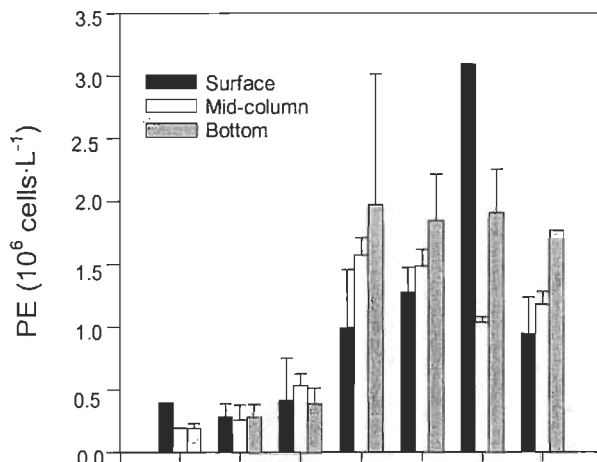
	Zone 1	Zone 2
Cruise 1		
Autotrophs	n = 2	n = 3
3 – 20 μ m	22.20	36.43 (2.96)
20 – 200 μ m	0.74	0.30 (0.30)
Heterotrophs		
3 – 20 μ m	8.50	9.63 (2.11)
20 – 200 μ m	0.23	0
Ciliates	0.47	0.30 (0.30)
Cruise 2		
Autotrophs		n = 4
3 – 20 μ m	-	65.93 (5.07)
20 – 200 μ m	-	1.13 (0.43)
Heterotrophs		
3 – 20 μ m	-	21.00 (3.82)
20 – 200 μ m	-	0
Ciliates	-	1.58 (0.77)



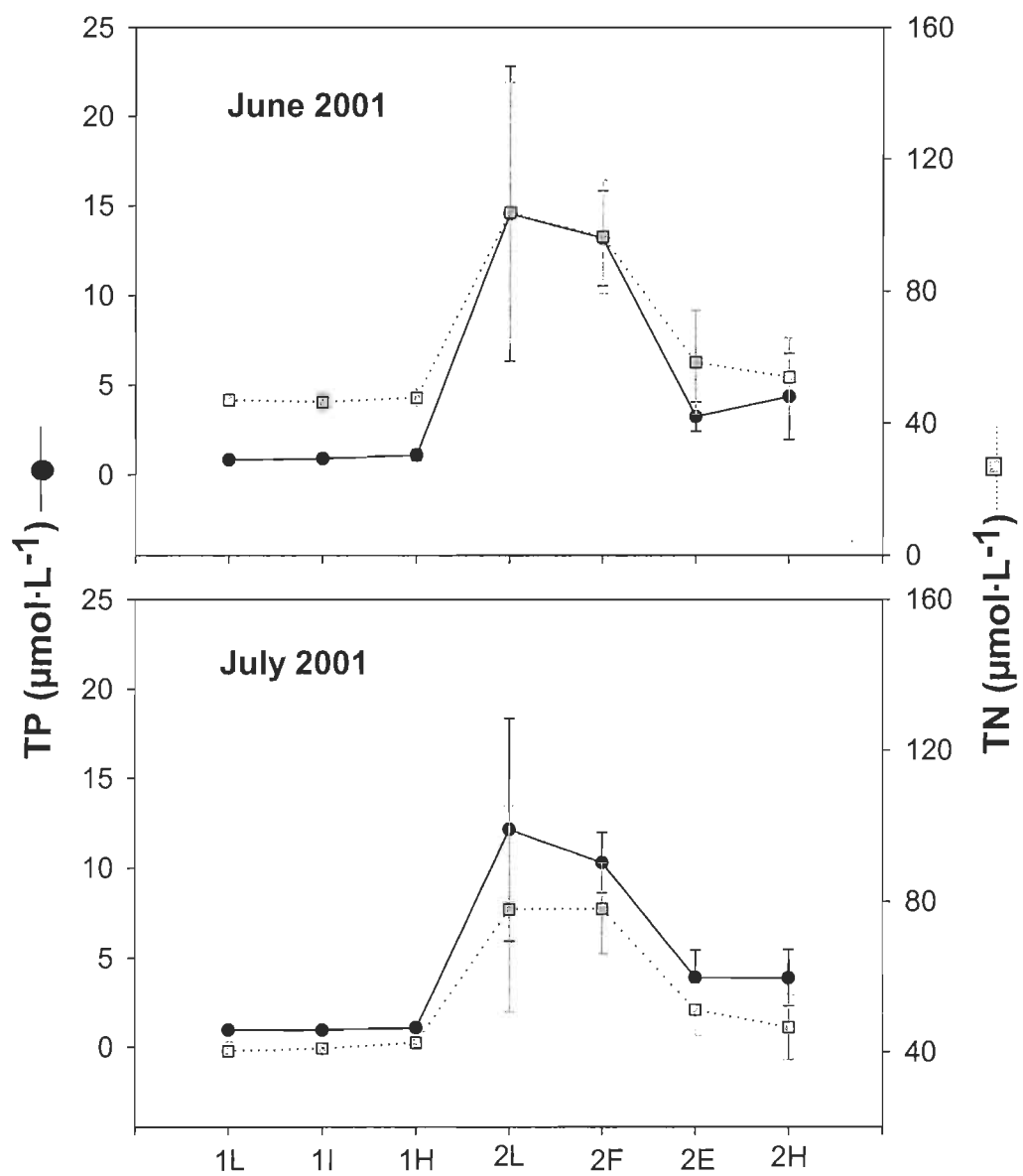


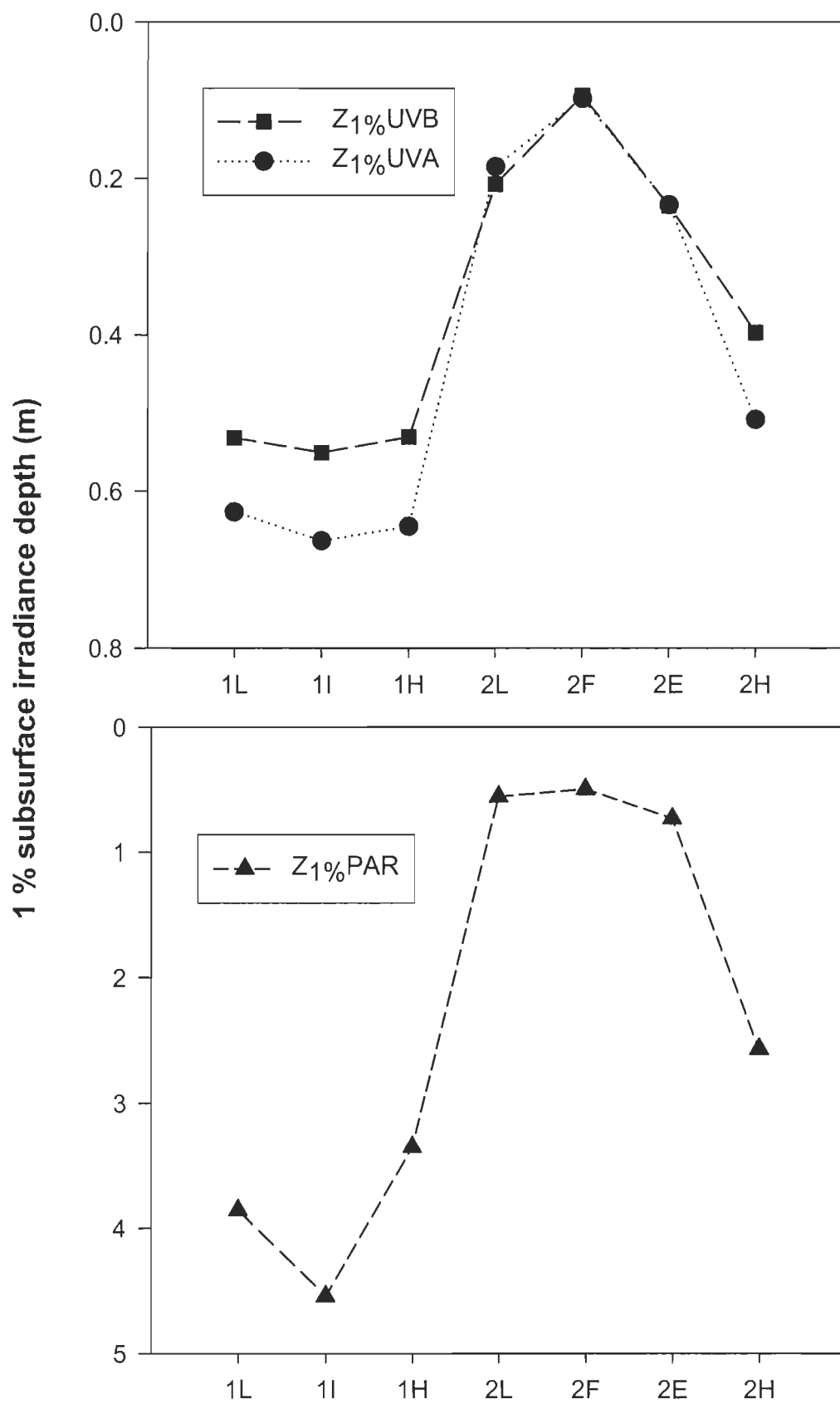
June 2001

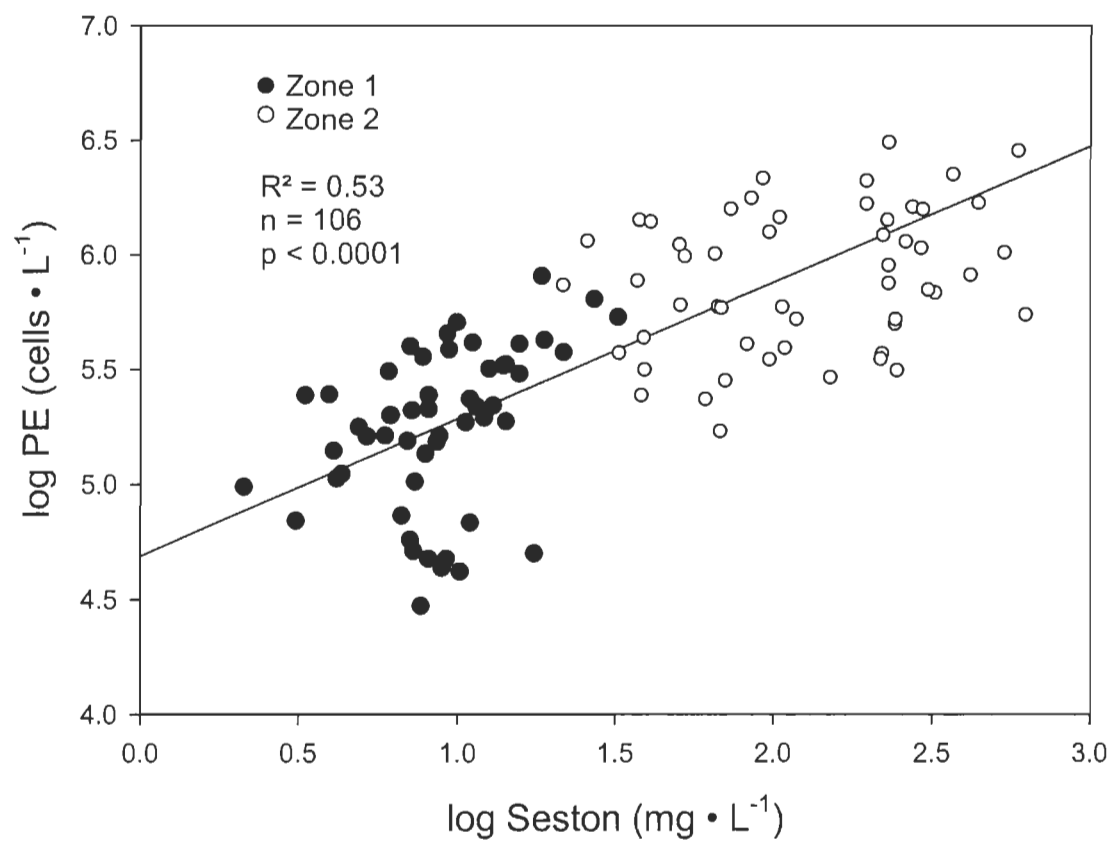
July 2001

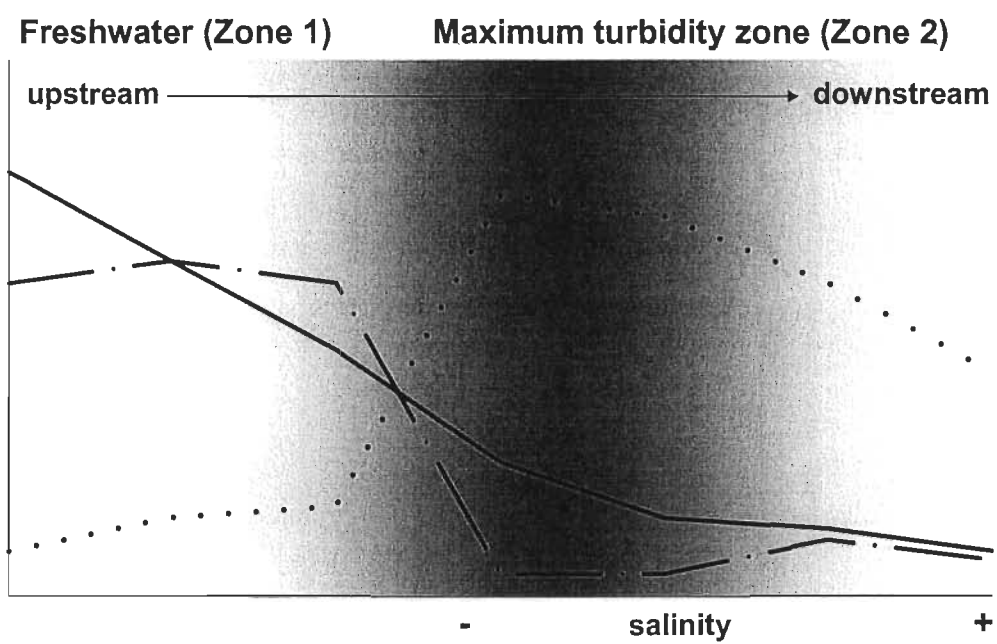


Tidal state and zone














ANNEXE 1



[tools](#)







[OUP](#) > [Journals](#) > [Biology/Ecology](#) > [Journal of Plankton Research](#)

Journal of Plankton Research

Information for Authors

Instructions to Authors

[Home](#)

[Current Issue](#)

[Browse the Archive](#)

[Content Alerting](#)

[Prices & Ordering](#)

[Subscribers](#)

[Sample Copies](#)

[Feedback](#)

[Help](#)

Please read these instructions carefully and follow them strictly. In this way you will help ensure that the review and publication of your paper is as efficient and quick as possible. The editors reserve the right to return manuscripts that are not in accordance with these instructions.

Scope of the journal

Journal of Plankton Research publishes papers dealing with all kinds of Plankton, in marine, freshwater and brackish environments. The main topics covered are:

- (1) the ecology (including model studies) of plankton, including larval and juvenile stages;
- (2) the physiology (including experimental results) of planktonic organisms;
- (3) the distribution, life histories and taxonomy of planktonic organisms.
- (4) the biological properties and content of natural waters

Investigations carried out using molecular and interdisciplinary methods are encouraged.

Submission of manuscripts

Submission of a paper implies that it reports unpublished work and that it is not under consideration for publication elsewhere. If previously published tables, illustrations or more than 200 words of text are to be included then the copyright holder's permission must be obtained.

Manuscripts must be submitted as hard copy (the original plus three copies). Authors are encouraged to accompany the hard copy by an identical electronic version on diskette or cd-rom. PDF format is particularly suitable for electronic copy submitted in the first instance and will expedite the review process. The final version, however, must have the text in editable format (for instance rtf, doc or wpd). Manuscripts and queries about papers should be submitted to the Acting Editor-in-Chief:

Dr Ian R. Jenkinson
A.C.R.O.

Lavergne
F-19320 La Roche Canillac
France
email: ian.jenkinson@wanadoo.fr

Please indicate clearly the name, postal address and email of the corresponding author.

Review of manuscripts

Manuscripts submitted will be reviewed and those not meeting the journal's scientific standards or other requirements will be rejected. Copies of manuscripts accepted for publication will not be returned unless the authors request it. If the subject of the manuscript is interdisciplinary or unusual, the author is invited to suggest one or several referees.

Proofs

Authors will be sent page proofs. To avoid delays in publication proofs should be checked immediately for typographical errors and returned to the publishers by express (special delivery) post. Essential changes of an extensive nature may be made only by insertion of a Note Added in Proof. Page charges will *not* be levied. Authors will, however, be charged for extensive changes made in proof and for special items such as colour plates.

Preparation of manuscripts

Manuscripts should be in their final form when they are submitted so that proofs will require only correction of typographical errors.

Sections of the manuscript

Key words are no longer required as the electronic version of the Journal allows full text search. Regular full length papers should be divided into the following sequence of headed sections:

- Abstract (100-200 words)
- Introduction
- Method (or Experimental)
- Results (or Observation)
- Discussion (or Conclusions)
- Acknowledgements
- References.

Short communications should not exceed 2000 words in length, excluding references and figures, and the method, results and discussion should be presented in a single section. Include a short abstract (30 words) and present the acknowledgements and references as in full-length papers.

General format

Manuscripts should be typed on either American quarto or A4 size paper.

Use double spacing (space between lines of type not less than 6 mm) throughout the manuscript and leave margins of 25 mm (1 inch) at the top, bottom and sides of each page. Please indicate the date of each version of your manuscript on the first page and suggest a running title. Number each page. Avoid footnotes. Clearly identify unusual or handwritten symbols and Greek letters. Differentiate between the letter O and zero, and the letters I and l and the number 1. Mark the position of each figure and table in the margin.

References

Authors are responsible for the accuracy of the References. Published articles and those in the press (state the journal which has accepted them) may be included. In the text a reference should be cited by author and date as 'Experiments by Author (Author 1989) have demonstrated...' or '... as reported earlier (Author and Author, 1985; Author *et al.*, 1998)'. *Do not* place text other than the author and date within the parentheses. No more than two authors may be cited per reference; if there are more than two authors use *et al.* At the end of the manuscript the citations should be typed in alphabetical order by first author's surname followed by initials. References should include, in the following order:

- authors' names
- year
- paper title
- journal title
- volume number and inclusive page numbers.

The name of the journal should be abbreviated according to the *World List of Scientific Periodicals*. Book references should also include the editors and the name and address of the publisher.

References should therefore be listed as follows:

Langeland, A. and Rognerud, S. (1974) Statistical analyses used in the comparison of three methods of freshwater zooplankton sampling. *Arch. Hydrobiol.*, **3**, 403-410.

Russell, F.A. and Yonge, M. (eds) (1976) *Advances in Marine Biology*, Vol. 13. Academic Press, London.

Schimizu, I. (1978) Dinoflagellate toxins. In Scheuer, D.J. (ed.), *Marine Natural Products, Chemical and Biological Perspectives*. Academic Press, London, Vol. 1, pp. 1-42.

Personal communications (J. Smith, personal communication) should be authorized in writing by those involved and unpublished data should be cited as '(unpublished data)'. Both should be used as sparingly as possible.

Tables

Tables should be typed on separate sheets and numbered consecutively with Roman numerals. They should be self-explanatory and include a

brief descriptive title. They should be of such a size that, when typeset, they will easily fit onto a journal page, the type area of which is 220 (height) x 164 mm (width). Footnotes to tables indicated by lower case letters are acceptable, but they should not include extensive experimental detail. An arrow in the text margin should be used to indicate where a table should be inserted in the text.

Illustrations

All illustrations (line drawings and photographs) should be referred to in the text as Figure 1 etc., which should be abbreviated to 'Fig. 1.' only in the figure legend. Write the title of the paper, the name of the first author and the figure number lightly in blue pencil on the back of each figure. On the manuscript indicate with an arrow in the margin the most appropriate position for the figure.

Colour illustrations are accepted, but authors will be required to contribute to the cost of the reproduction. Authors may if they wish obtain an estimate of the cost from OUP **before** submitting the paper for review. Apply to Oxford University Press, Great Clarendon Street, Oxford OX2 6DP, UK. Illustrations for which colour is not essential can be reproduced as black and white images in the print journal and, additionally, in colour as online Supplementary Data. This option is not subject to colour charges. Authors should indicate clearly that they would like to take up this option in the covering letter and on the reverse of the figures. The availability of additional colour images as Supplementary Data should be mentioned where relevant in the main text of the manuscript. Instructions on how to submit colour figures as Supplementary Data can be [viewed here](#)

Photographs. These must be submitted in the desired final size so that reduction can be avoided. Photographs, including their legends, must not exceed 220 x 164 mm. Photographs should be of sufficiently high quality with respect to detail, contrast and fineness of grain to withstand the inevitable loss of contrast and detail inherent in the printing process. Please indicate the magnification by a rule on the photograph. Do not state the magnification in the legend: it is often necessary to reduce photographs slightly to improve the layout of the paper.

Line drawings. Please provide these as clear, sharp prints, suitable for reproduction as submitted. No additional artwork, re-drawing or typesetting will be done. Therefore, all labelling should preferably be made with a lettering set. All lines, letters and symbols should be black: grey does not reproduce on printing. Ensure that the size of lettering is in proportion with the overall dimensions of the drawing. Ideally, line drawings should be submitted in the desired final size to avoid reduction (maximum dimensions 220 x 164 mm including legends). If submitting line drawings which require reduction, please check that the lettering will be clearly legible after the drawing has been reduced to the size at which it will be printed. After reduction letters should not be smaller than 1.5 mm in height.

Table titles and Figure legends. These should be listed on a separate, numbered page of the manuscript (or several pages if needed) after the

References. Define all symbols and abbreviations used in the figure. Common abbreviations and those defined in the preceding text need not be redefined in the legend.

Conventions

In general, the journal follows the conventions of the *CBE Style Manual* (Council of Biology Editors, Bethesda, MD, 1983, 5th edn). Follow *Chemical Abstracts* and its indexes for chemical names. For guidance in the use of biochemical terminology follow the recommendations issued by the IUPAC-IUB Commission on Biochemical Nomenclature, as given in *Biochemical Nomenclature and Related Documents*, published by the Biochemical Society, UK. For enzymes use the recommended name assigned by the IUPAC-IUB Commission on the Biochemical Nomenclature, 1978, as given in *Enzyme Nomenclature*, published by Academic Press, New York, 1980. Where possible, use the recommended SI (Système International) units. Genotypes should be italicized (underline in typed copy): phenotypes should not be italicized. For bacterial genetics nomenclature follow Demerec *et al.* (1966) *Genetics*, **54**, 61-76.

Abbreviations

Try to restrict the use of abbreviations to SI symbols and those recommended by the IUPAC-IUB. Abbreviations should be defined in brackets after their first mention in the text. Standard units of measurements and chemical symbols of elements may be used without definition in the body of the paper.

Chemical formulae and mathematical equations

Wherever possible, write mathematical equations and chemical formulae on a single line. Submit complicated chemical structures as artwork.

Reprints

The publishers supply 30 reprints free of charge.

Reprint order forms are sent out with the proofs, and must be returned with the proofs to Oxford University Press if extra reprints are required. Late orders submitted after the journal has gone to the press are subject to a 100% surcharge (to cover the additional printing cost).

Copyright

It is a condition of publication in the journal that authors assign copyright to Oxford University Press. This ensures that requests from third parties to reproduce articles are handled efficiently and consistently and will also allow the article to be as widely disseminated as possible. In assigning copyright, authors may use their own material in other publications provided that the journal is acknowledged as the original place of publication, and Oxford University Press is notified in writing and in advance.



Published by Oxford University Press
Copyright © Oxford University Press 2003
Print ISSN: 0142-7873 Online ISSN: 1464-3774.
[Oxford University Press Privacy Policy and Legal Statement](#)

ANNEXE 2

JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH

Standard Email Manuscript Receipt
christine_barnard@uqtr.ca

La Roche Canillac, 18 October 2002

Dear Author,

Thank you for your manuscript.

Your manuscript will be sent to referees. We would be very grateful if you could inform us of any error in the information we have registered.

Title: Picophytoplankton community across an estuarine turbidity gradient: variables controlling pigment composition
Short title: Picophytoplankton pigment composition across an estuarine maximum turbidity Zone

By: Christine Barnard , Jean-Jacques Frenette and Warwick F. Vincent
If published, your paper will be cited and appear in databases as: Barnard, C., Frenette, J.-J. and Vincent, W. F.

Full-length article
First Submitted and Received Ian Jenkinson 15 October 2002
JPR Reference No.: 5215 (Please always quote this number)

Corresponding author: Christine Barnard
Corresponding address:
Département de Chimie-Biologie
Université du Québec à Trois-Rivières
C. P. 500,
3351 Boulevard des Forges
Trois-Rivières, Québec G9A 5H7
CANADA
Tel: +1 819 376 50 11, ext 33 80
Fax: +1 819 376 50 84

Yours sincerely,

pp Dr Ian JENKINSON

Email: ian.jenkinson@wanadoo.fr
Acting Editor-in-chief of Journal of Plankton Research
ACRO
Lavergne
F-19320 LA ROCHE CANILLAC
FRANCE
Fax: +33 (0) 5 55 29 19 82

JPR: Standard Email Manuscript Receipt MS 5215 by Barnard